Beiträge

zur

Kenntnis der physiologischen Scheiden der Filicinen-Achsen und -Wedel sowie über den Ersatz des Korkes bei den Filicinen.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen Philosophischen Fakultät der Universität Marburg

vorgelegt von

Paul Bäsecke

aus Braunschweig.

Marburg,

1908.

30890

Beiträge

zur

Kenntnis der physiologischen Scheiden der Filicinen-Achsen und -Wedel sowie über den Ersatz des Korkes bei den Filicinen.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen Philosophischen Fakultät der Universität Marburg

vorgelegt von

Paul Bäsecke

aus Braunschweig.

ACAD. LUGD. BAT. BIBL.

Marburg,

1908.

Von der Fakultät als Dissertation angenommen
am 11. Juni 1907.

Referent: Herr Prof. **Arthur Meyer.**

Mit 3 Tafeln erschienen in der „Botanischen Zeitung“
66. Jahrgang. II./IV. Heft.

Beiträge zur Kenntnis der physiologischen Scheiden der Achsen und Wedel der Filicinen, sowie über den Ersatz des Korkes bei dieser Pflanzengruppe.

Von

Paul Bäsecke.

(Arbeit aus dem Botanischen Institute der Universität Marburg.)

Hierzu Tafel II, III und IV.

I. Einleitung.

Nach den Resultaten der Untersuchung, welche Rumpf (1904) über die Rhizodermis, die Hypodermis und die Endodermis der Wurzeln der Filicales (mit Ausschluß der Marsiliaceen und Salviniaceen) vorgenommen hatte, und nach den Resultaten, welche H. Müller (1906) für die Monokotyledonen gewonnen hatte, schien Herrn Professor Arthur Meyer, unter dessen spezieller Leitung auch meine Arbeit, wie die genannten, während der Jahre 1904, 1906 verfaßten Arbeiten, im Botanischen Institute der Universität Marburg entstanden ist, die Untersuchung der Farnachsen und Farnwedel eine gute Ausbeute an neuen Tatsachen und Anschauungen zu versprechen. Ich erhielt von ihm zuerst die Aufgabe, die Blätter der Farne, welche ja meist neben der Leistung der Assimilation, der die Laubblätter der Angiospermen wesentlich angepaßt sind, die der Sporenbildung durchführen, unter dem Gesichtspunkte der heuristischen Hypothese über die Leistung der Endodermis genauer zu untersuchen. Ich sollte dann ferner ganz allgemein die Farne auch bezüglich der übrigen physiologischen Scheiden der Achsen und Wedel, der Schichten kutinisierter, eventuell metakutisierter Zellen und Korkzellen genauer durchforschen.

Die Ausbeute meiner Arbeit an neuen Details ist relativ groß ausgefallen. Es sind auch einige allgemeinere und wohl interessante Resultate zu verzeichnen. Von letzteren möchte ich einige hervorheben.

Wie bei der Untersuchung der Wurzeln ergab sich auch bei der Prüfung der Achsen und Wedel, daß die ältesten Formen der Filicales die Endodermis am niedrigsten entwickelt zeigen. Bei den Marattiaceen und Ophioglossaceen fehlt die Endodermis z. B. in den Wedeln, bei den Osmundaceen ist sie nur im Primärzustande vorhanden. Die Leitbündel der Wedel der höher entwickelten Familien werden von unten nach oben zu durch eine

Sekundärendodermis abgeschlossen. Dabei bildet sich also der Primär- und Sekundärzustand an den Enden der Nerven zuletzt aus. Liegen die Soren über den Nervenenden, so erfolgt der letzte Schluß unter, liegen sie seitlich davon, seitlich. Der Schluß findet dabei erst nach völliger Sporenreife statt. So wandern bei den fertilen, fertig ausgebildeten Wedelteilen die Nährstoffe stets erst zu den Sori und von dort aus erst in die Leitungsbahnen, welche den Überschuß an die Reservestoffbehälter usw. abgeben. Die sterilen Wedel erscheinen in dieser Beziehung anatomisch als reduzierte fertile. Dieser Darstellung entsprechen auch die Resultate der physiologischen Versuche.

Auffallend trat die Tatsache hervor, daß die Speichersprosse nur Primärendodermen, die Verbreitungssprosse gleicher Spezies eine sich dicht hinter dem Vegetationspunkte schließende Endodermis besitzen.

Interessant ist sowohl vom phyllogenetischen als auch vom physiologischen Standpunkte das Verhalten der äußeren physiologischen Scheiden. Es zeigt sich, daß Kork den Farnen völlig fehlt, daß hingegen Gewebe recht häufig sind, welche den Kork teilweise ersetzen; so ist Metadermisierung und Metakutisierung häufig, und besonders auffallend sind die metadermisierten oder metakutisierten Metadermagene. Auch hier erscheinen uns die Farne gegenüber den Angiospermen als Formen, welche die höchste Entwicklung der äußeren, sekundären physiologischen Schutzschichten nicht erreichen konnten, welche aber verschiedene, weniger zweckmäßige Methoden des Abschlusses anwenden.

Die Verkorkungsverhältnisse der Lentizellen stellen sich ganz anders dar, als man nach den Angaben in der Literatur annehmen konnte. Selten tritt eine Metakutisierung der Füllzellen ein, und eine Metakutis bildet sich erst bei der Ausschaltung der Lentizellen unter diesen; Korkschichten fehlen stets.

Der Abwurf der Wedel erfolgt in verschiedener Weise. Es fand sich 1. eine vorgebildete Differenz in dem Gewebe der fertigen Wedelbasis, welche die Stelle des Abwurfes charakterisierte, 2. ein schon im Jugendzustande des Wedelstieles angelegtes Trennungsgewebe, 3. ein (bisher nicht beobachtetes) beim Wedelwurf sich bildendes Meristem.

Hervorhebungswert ist wohl auch, daß die Hymenophyllaceen, welche anscheinend durch Rückbildung wurzellos geworden sind, eine Umbildung der Epidermishaare in Epiblemhaare vornehmen.

Die Untersuchung der sklerenchymatischen Scheiden, die ich im Anschluß an die Untersuchung der verkorkten Scheiden vorgenommen habe, haben einen eigentümlichen Unterschied zwischen Rhizomen und Wedeln aufgedeckt. Es zeigte sich, daß die „Verholzung“ der Sklerenchymelemente wesentlich im Wedelstiele auftritt, während die Einlagerung von „Vagin“ bei allen Sklerenchymelementen vorkommt.

II. Die Endodermis.

A. Einleitende Bemerkungen.

Die Untersuchungen der Endodermzelle der Achsen und Wedel der Filicales mit Ausschluß der von H. Mager (1907) näher beschriebenen Marsiliaceen und Salviniaceen ergaben ähnliche Resultate, wie sie schon Rumpf (1904) für die Farnwurzeln angegeben hat. Neu tritt den von Rumpf angeführten Tatsachen noch die Eigenschaft der scheinbar immer den Tertiärzustand entbehrenden Endodermzellen der Farne hinzu, auf die Primärmembran der Primär- oder Sekundärendodermzelle oft noch eine mehr oder weniger verdickte Zwischen-

lamelle aufzulagern. Eine Erscheinung, die nur jenen mit Außenscheiden versehenen Arten zuzukommen scheint.

Bezüglich der Ausbildung der Endodermis in Achse und Wedel walten unter den einzelnen Familien dieselben Verhältnisse ob, wie sie Rumpf für die Farnwurzeln angegeben hat. Es lassen sich auch hier nach der Ausbildung der Endodermis die einzelnen Familien der Farne glatt in den von Rumpf (1904, S. 35) und Campbell (1895, S. 421; 1905, S. 441) angegebenen Stammbaum einfügen.

Die von Rumpf angeführte Tatsache (1904, S. 18) der sehr wenig distinkten Ausbildung der Endodermis bei den Wurzeln der eusporangiaten Filicinen tritt bei den Achsen und Wedeln dieser Gruppe im erhöhten Maße ein. Während die Endodermis nach Rumpf den Farnwurzeln — abgesehen vom Vegetationspunkte — niemals fehlt, kann sie bei den ältesten Vertretern der Filicinen, den eusporangiaten Filicinen, entweder den Achsen und Wedeln völlig oder nur den Wedeln fehlen. Ist aber eine Endodermis in den Achsen der eusporangiaten Filicinen vorhanden, so ist sie auch dann häufig in den ältesten Teilen der Rhizome anzutreffen, oder sie umschließt die Leitbündel selten gänzlich. Während eine völlige Umscheidung der Leitbündel von Achse und Wedel unter den eusporangiaten Filicinen nur bei der Gattung *Danaea* vorzukommen scheint, scheint sie dagegen bei den leptosporangiaten Filicinen stets aufzutreten. Hier bei den leptosporangiaten Filicinen sind es wiederum die ältesten Vertreter, deren Endodermis wie auch bei den Wurzeln (Rumpf 1904) zeitlebens im Primärzustande verbleibt. Innerhalb der Familie der Hymenophyllaceen sehen wir mit der Anlagerung einer Suberinlamelle in der Endodermzelle die Endodermis zuerst in den Sekundärzustand eintreten. Während die Gattung *Trichomanes* von der Familie der Hymenophyllaceen es fast nie zur Ausbildung einer Sekundärendodermis gebracht hat, scheint die Sekundärendodermis bei *Hymenophyllum* stets vorhanden zu sein. Es tritt uns daher in der Familie der Hymenophyllaceen ein Verbindungsglied zwischen den älteren, nur Primärendodermen entwickelnden und den jüngeren Gliedern der leptosporangiaten Filicinen, die es zur Ausbildung einer Sekundärendodermis gebracht haben, entgegen. Aber auch bei den übrigen Familien der leptosporangiaten Filicinen bleibt die Ausbildung der Sekundärendodermis eine bedingte. Wir finden sie nur dort ausgebildet, wo sie ihrer Funktion entsprechend einen Austritt von Nährstoffen aus den Leitbündeln hemmen soll, so in den Pflanzenteilen, deren Leitbündel schnell Nährstoffe zu den Orten des Verbrauchs transportieren sollen, wie in den Wurzeln, Wedelstielen und den ausschließlich der vegetativen Verbreitung dienenden Stolonen. Immer fehlt aber die Sekundärendodermis um jene Leitbündel, die der Speicherung dienende Organe — wie die Rhizome — durchziehen. Dieses eigenartige Verhalten der Endodermis tritt dort besonders augenfällig auf, wo ausschließlich der Leitung dienende Organe (Wedelstiel, Wurzel oder Stolonen) (siehe auch H. Müller 1906, S. 78) in ein der Speicherung dienendes Rhizom eintreten, da hier sofort in dem ganzen Umkreise der Endodermis der aus dem Rhizom austretenden Leitungsorgane die Endodermis in den Sekundärzustand eintritt.

In den Wedeln finden wir bei den Arten, die es überhaupt zur Ausbildung einer Sekundärendodermis gebracht haben, stets eine Sekundärendodermis auftreten. Hier finden wir eine die Filicinen besonders auszeichnende, einzig dastehende Eigenschaft: Im völlig ausgewachsenen Wedel finden sich die Leitbündel zuletzt stets von einer Sekundärendodermis umschlossen. Besonders zu erwähnen ist hierbei aber, daß der Schluß der Endodermis zuletzt in den Nervenendigungen eintritt, unter denen oder in deren Nähe die Soren ausgebildet werden, und daß gerade hier unter den Soren, die ja besonders starke Verbrauchsplätze für die im Blattmesophyll gebildeten Nährstoffe sind, die Durchlässigkeit der Endo-

dermis für die Nährstoffe am längsten erhalten bleibt, denn auch bei jenen Arten, deren Soren nicht völlig am Ende der Nerven entwickelt werden, tritt der Schluß der Endodermis nach erfolgter Sporenreife sehr schnell bis in die Nervenendigungen ein.

B. Spezielles über die Endodermis.

Rumpf, der die Endodermis der Farnwurzeln untersuchte (1904), gibt S. 18 eine historische Notiz über die Endodermis der Farne, zu der ich mit Bezug auf die Endodermis der Achse und Wedel der Filicinen bemerken möchte, daß die Endodermis neuerdings wiederum bei den Farnachsen übersehen oder nicht erkannt wurde. So spricht Dunzinger (1901, S. 16) bei Arten der Gattung *Hemionitis (-Zollingeri* und *-citrifolia)* von einer Endodermis der Lamina, die „aus Zellen mit hufeisenförmigen Verdickungen sich zusammensetzt", deren „der Peripherie zugekehrten Zellwände unverdickt sind". Auch Knös (1902, S. 51) hält die Außenscheide für die Endodermis. Er sagt: „Scheide besonderer Zellen" auch „Gefäßbündelscheide". Bei anderen Arten erkennt er die Endodermis nicht und spricht nur von einer Parenchymscheide (*Asplenium Trichomanes, Ruta muraria, Osmunda regalis* [S. 52], *Aspidium Robertianum* [S. 28], deren Zellen nicht verdickt sind (*Asplenium Ruta muraria*). Auch deshalb war eine erneute Untersuchung mit besseren Methoden nötig.

1. Bau der Endodermzellen und Differenzierung der Endodermis.

a) Allgemeines. — Wesentliche Unterschiede im Bau der Endodermzellen der Farnachsen und Farnwedel von dem von Rumpf (1904) näher beschriebenen Bau der Endodermzellen der Farnwurzeln konnte ich nicht feststellen. Die auf dem Querschnitt ziemlich gleichgroßen Zellen sind meist tangential stark gedehnt, abgeflacht und langgestreckt. Die Radialwände korrespondieren meist mit den Radialwänden der angrenzenden peripheren Parenchymgewebe- oder Außenscheidenzellen und bilden Interzellularräume mit ihnen. Eine Differenzierung in Kurz- und Langzellen tritt wie bei den Wurzeln (Rumpf 1904, S. 18) auch bei den Achsen und Wedeln nicht ein. Die Anzahl der Endodermzellen im Querschnitt des Bündels kann sehr gering werden, so in den Nervenenden der Blätter (Hymenophyllaceen häufig nur 6 Zellen). Was Rumpf schon über das Vorkommen der nicht in tangentialer Richtung abgeflachten, quadratförmigen oder mit unregelmäßig gestaltetem Querschnitte ausgestalteten Endodermzellen der Farnwurzeln sagt, trifft auch für die Achsen zu, soweit sie eine Endodermis entwickeln.

Die Membran der Endodermzellen ist im Jugendzustande farblos und gibt mit Chlorzinkjod die Reaktion der Kohlehydratlamellen. Sehr bald jedoch tritt unter Bräunung eine Infiltration mit Vagin (siehe Kap. III) ein, die von der äußeren Tangentialwand ausgehend über die Radialwand fort die ganze Endodermmembran bis zum Casparyschen Streifen vordringend einnimmt. Bei manchen, namentlich bei Arten ohne Außenscheiden kann die Infiltration mit Vagin sehr spät eintreten, doch ist sie bei sehr alten, absterbenden Organen immer vorhanden. Die Membranen der Primärendodermis geben immer bis auf den Casparyschen Streifen nach kurzer Behandlung mit Eau de Javelle zur Entfernung des Vagins, die Reaktion der Kohlehydratlamellen (siehe A. Meyer 1907, S. 38, 182) mit Chlorzinkjod. Auch jene Arten, deren peripheres Parenchymgewebe mit Phloroglucin-Salzsäure die Holzreaktion geben (*Osmunda, Todea*), zeigen immer eine unverholzte, äußere Tangentialwand der Endodermzelle. Die Bräunung durch Vagin braucht jedoch nicht immer auf dem ganzen Umkreise der Endodermis gleichzeitig vor sich zu gehen. Immer beginnt sie dort, wo die Außenscheide, die häufig nur partiell ausgebildet ist, angelagert ist.

Die Zellen der Endodermis sind lebend, enthalten einen feinkörnigen, gelblichen Protoplasten mit relativ großem Kerne, der sich gut mit Safranin färben läßt. Stärke findet sich nur in den jüngsten Primärendodermzellen der Blätter, die soeben den Casparyschen Streifen ausgebildet haben, spärlich und in den stets primär bleibenden Endodermzellen vieler *Trichomanes*-Arten, bei denen Fett oder Öl und Stärke gleichzeitig vorkommen kann: *Trichomanes radicans* (nach Rumpf 1904, S. 19 auch in der Wurzelendodermis), *Tr. crispum* (Rhizom), *Tr. bipunctatum* (Rhizom und Wedel) desgl. *Tr. bicorne*, *Tr. laceratum*, *Tr. Kraussii*, ferner in der Wurzel von *Trichomanes bicorne*, *Tr. cristatum*. Das für viele Rhizome von Russow (1873, S. 81) angegebene Vorkommen von Stärke in den Endodermzellen konnte ich außer bei den angeführten *Trichomanes*-Arten nicht bestätigen. Sehr früh tritt ein öl- oder fettartiger Körper in den Endodermzellen auf, der später häufig die ganze Zelle ausfüllend die Untersuchung stark hindert.

b) Differenzierung. — Die Differenzierung der Primärendodermis beginnt bei den Achsen sehr früh. Der Casparysche Streifen tritt sehr bald hinter dem Vegetationspunkte auf. Der Spitzenabstand ist bei einigen Arten verschieden, doch hält er die Mitte bei 5 mm. So treten die ersten Anlagen der Primärendodermis bei *Niphobolus Lingua* in einer Entfernung von 3—4 mm, *Davallia recurva* 4 mm, *Oleandra articulata* 4—5 mm, *Nohtochlaena Marantae* 5 mm, *Botrychium Lunaria* 5—6 mm, *Nephrolepis tuberosa* 3 mm vom Vegetationspunkte auf. Immer ist sein Erscheinen fast gleichzeitig mit dem Auftreten der Tracheiden. Er entsteht fast gleichzeitig ringsherum um das ganze Leitbündel, so daß von einer Intermediärzone kaum zu reden ist. Nur bei einer Spezies als alleinstehende Ausnahme: bei *Botrychium Lunaria* konnte ich deutlich eine sehr kurze Intermediärzone beobachten. Es traten hier im Gegensatze zur Wurzel nach Rumpf (1904, S. 31) die ersten Endodermzellen vor den Tracheiden auf.

In den Wedeln schreitet die Differenzierung des Casparyschen Streifens mit dem Wachsen der Spreite voran. Es findet sich stets eine mehr oder weniger lange Intermediärzone bis zur definitiven Ausbildung des Wedels vor. Es treten hier die ersten Casparyschen Streifen zuerst außer vor den Soren vor den Siebröhren auf. Sehr bald hat der Casparysche Streifen in den Wedeln seine definitive Ausbildung angenommen, und die Endodermis umschließt die Nerven bis in die äußersten Nervenendigungen, was schon Russow (1873, S. 95), Straßburger (1891, S. 453), Poirault (1893, S. 255), Haberlandt (1896, S. 56) und Spanjer (1898, S. 38) angegeben haben.

Die Entwicklungsgeschichte ihrer Initialzelle ist nach van Tieghem und Douliot (1888, S. 531), die sie besonders bei den Stolonen von *Nephrolepis tuberosa* studiert haben, folgende: Von der eine dreieckige Pyramide mit gewölbter Basis bildende Scheitelzelle des Vegetationspunktes werden durch zu den Seitenwänden parallele Teilwände in successiver Folge perikline Segmente abgeschnürt. Die abgetrennten Zellen teilen sich zunächst durch je eine antikline Wand, um Rinde und Zentralzylinder zu bilden. In der nach der Peripherie zu liegenden Zelle wird dann eine zweite antikline Wand eingeschoben. Die innerste dieser drei Zellen wird nun die Initiale für das Leitbündel, sie schneidet dann noch die Initiale für das sogenannte Perizykel nach außen ab. Die mittlere bildet die innere Rindenzone und schneidet nach innen die Initiale für die Endodermis ab. Die äußerste der drei Zellen gibt der äußeren Rindenzone den Ursprung und kammert zunächst noch durch eine antikline Wand die Epidermis ab. Die Initiale der Endodermis der Achse, die auch gleichzeitig (nach van Tieghem und Douliot 1888) die Initiale der Seitenwurzel wird, differenziert sich also ähnlich wie bei der Wurzel (Rumpf 1904, S. 7) aus dem Segmente, das die innere Rinde bildet, heraus, während die das sogenannte Perizykel bildende Schicht von der Initiale des Zentral-

zylinders abgegliedert wird. Russow (1873) und Straßburger (1891) behaupten dagegen, daß beide Schichten — daher die Endodermis und die das Perizykel ersetzende Schicht (Straßburger) bei den Farnachsen aus einer gemeinsamen Initiale hervorgehen.

Ich habe versucht, diese Resultate nachzuprüfen, doch ist es mir nicht gelungen infolge der Krümmung der Achsenspitze instruktive Schnitte zu erhalten, so daß ich den obigen Angaben weder widersprechen noch zustimmen kann.

Auch bei den Achsen und Wedeln der Farne treffen wir die Zellen der Endodermis im Embryonal-, Primär- und Sekundärzustande an. Ein Tertiärzustand der Endodermzellen, wie sie Krömer (1902) und Müller (1906) näher für die Phanerogamen beschrieben haben, kommt den Farnachsen und Farnwedeln niemals zu, was Rumpf (1904, S. 19) schon für die Farnwurzeln nachgewiesen hat. Die Verdickungen der Tertiärendodermen werden bei den Farnen durch die Verdickungen in den häufig vorhandenen Außenscheiden ersetzt (Schwendener 1882, S. 130), können aber auch entgegen von Schwendener (1883, S. 52) und Haberlandt (1904, S. 328), die nur Verdickungen der äußeren benachbarten „Rindenzellen" den Farnen zuschreiben, durch die Verdickung der primären Kohlehydratlamellen der äußeren Tangentialwand der Endodermzellen ersetzt werden. Es findet sich diese verdickte „Zwischenlamelle" nur bei Leitbündeln mit Außenscheiden. Sie ist sowohl im Primär- wie in Sekundärendodermzellen anzutreffen.

c) Die Primärendodermzellen. — Bei allen meinen Untersuchungen des Casparyschen Streifens stellte ich fest, daß derselbe bei Rhizomen und Wedeln genau so gebaut ist, wie ihn Rumpf (1904) für die Wurzeln beschrieben hat. Es fanden sich reichlich Tüpfel vor, die immer genau dieselbe Gestalt hatten wie die Tüpfel der benachbarten Kohlehydratlamellen. So zeigten sich z. B. bei *Botrychium Lunaria* sowohl auf dem Bande des Casparyschen Streifens, wie auf der benachbarten Kohlehydratmembran deutlich runde Tüpfel, bei *Helminthostachys Zeylanica* dagegen ein feines Netzwerk von langgestreckten, keilförmigen Tüpfeln. Immer war die scharfe Ausfransung des Streifens zu beobachten, die den Tüpfeln entsprechend rund *(Botrychium Lunaria)* oder keilig *(Helminthostachys Zeylanica* Taf. I Fig. 3*)* war. Durch Färbung mit Chlorzinkjod gelang es mir im Rhizom von beiden erwähnten Arten nach vorhergehender Entnahme des Fettes aus der Endodermis durch Äther-Chloroform, Inversion der in den benachbarten Parenchymzellen lagernden Stärke durch Erwärmen mit verdünnter Salzsäure und kurzer Eau de Javelle-Behandlung eine prächtige Doppelfärbung zu erzielen, die deutlich zeigte, daß die Ausfransungen des Streifens durch Tüpfel geschieht, die halb die Kohlehydratmembran, halb das Band des Casparyschen Streifens einnehmen.

Die Reaktionen des Casparyschen Streifens der Farnachsen und Farnwedel verhielten sich genau so, wie sie Krömer (1902, S. 81), Rumpf (1904, S. 21) angegeben und von H. Müller (1906, S. 56) nochmals zusammengestellt wurden. Hierzu möchte ich noch bemerken, daß auch das von Tison (1899, S. 454) angeführte Verfahren zum Suberinnachweis (siehe Kap. III) mit Gentianaviolett usw. gute Resultate bei jenen von Rumpf direkt zur Färbung angewandten Anilinfarbstoffen (1904, S. 21) lieferte. Die durch Tropäolin verursachte schwach gelbliche Färbung des Casparyschen Streifens wurde nach dem Verfahren von Tison in ein wasserlösliches Blau übergeführt.

Den Untersuchungen Rumpfs über die Primärendodermzellen der Farne möchte ich noch wenige Worte beifügen. Im allgemeinen stimmen meine Untersuchungen der Primärendodermzellen der Farnachsen und -wedel mit denen Rumpfs, der den Bau der Endodermzellen der Farnwurzeln ausführlich beschrieben hat, überein. Auch bei den Farnachsen ist die Primärendodermis der Ophioglossaceen infolge der verschiedenartigen Größe und Form

ihrer Zellen auf Querschnitten unregelmäßig gestaltet, während sie bei den Polypodiaceen und den meisten übrigen leptosporangiaten Filicinen als eine regelmäßige Zellschicht auftritt. Die von Rumpf beobachtete Gabelung der Radialwand, und das Übergreifen des Casparyschen Streifens auf die benachbarten Wände war öfters zu beobachten. Rumpf (1904, S. 20) erwähnt nur einen Fall bei *Ophioglossum vulgatum*. Namentlich die Rhizome der Ophioglossaceen, in denen, wie sich an Vergleichsschnitten herausstellte, die Endodermis bedeutend ungleichmäßiger als in den Wurzeln derselben Arten verläuft, scheinen besonders hierdurch ausgezeichnet zu sein. Es greift hier der häufig die ganze Radialwand einnehmende Casparysche Streifen auf die Tangentialwände der Endodermzelle über, ja schreitet auf die benachbarten Radialwände über und stellt durch mehrere Zellreihen in tangentialer Richtung, oft 5—6 Zellen einnehmend, getrennt oder mit den normal in der distinkt ausgebildeten Endodermis verlaufenden Casparyschen Streifen verbunden eine doppelte Endodermis dar. Auch bei den Polypodiaceen konnte ich öfters ein Übergreifen der Endodermis auf Nachbarzellen beobachten (*Davallia bullata* Taf. I Fig. 1). Der Casparysche Streifen nimmt in normaler Weise nur die Radialwände ein, kann aber auch in der Endodermis, wenn es die Notwendigkeit des Abschlusses erheischt, auf einer Tangentialwand erscheinen. Immer ist die Lage des Casparyschen Streifens eine derartige, daß eine Diffusion von Nährstoffen durch die Wände der Endodermis, die die Leitbündel mit dem äußeren Parenchymgewebe verbinden, anscheinend unmöglich gemacht wird.

Die Lage des Streifens kann innerhalb desselben Querschnittes wenig verschieden sein. Meist der inneren Tangentialwand der Zelle benachbart kann er auch auf dem Zentrum der Radialwand auftreten, oder ist, sobald es der Abschluß bedingt, auch der äußeren Tangentialwand benachbart. Auch die Breite des Casparyschen Streifens wechselt bedeutend. Häufig umfaßt er nur $^1/_3$ der Radialwand, häufig die Hälfte oder $^2/_3$, seltener die ganze Radialwand. Gerade bei den Hymenophyllaceen finden wir die Casparyschen Streifen am schmalsten, während er bei den eusporangiaten Filicinen bei verschwindender Ausbildung der Endodermis doch am breitesten erscheint.

Im folgenden möchte ich noch von etlichen Arten die relative Breite des Casparyschen Streifens zur ganzen Radialwand der Endodermiszelle anführen: 1. Meist $^1/_3$—$^1/_2$ der Radialwand: *Trichomanes muscoides* $^1/_3$, *Trichomanes membranaceum* $^1/_3$—$^1/_2$, *Trichomanes apodum* $^1/_3$—$^1/_2$, *Trichomanes crispum* $^1/_3$ (Taf. I Fig. 2), *Trichomanes sphenodes* $^1/_3$ (Taf. I Fig. 4), *Trichomanes Petersii, Trichomanes laceratum* (auch Wurzel), *Trichomanes Hookeri, Trichomanes cuspidatum, Trichomanes sinuosum, Trichomanes cristatum.* 2. Meist $^1/_2$ der Radialwand: *Trichomanes parvulum* (Wurzel $^1/_2$, Rhizom $^2/_3$), *Trichomanes accedens, Trichomanes bicorne, Trichomanes brachypus, Trichomanes Kraussii, Trichomanes leptophyllum, Trichomanes spicatum* $^1/_2$—$^2/_3$, *Loxsoma Cunninghamii, Cyathea elegans.* 3. Meist $^2/_3$ der Radialwand: *Trichomanes radicans, Trichomanes cellulosum, Trichomanes Ankersii, Trichomanes trichoideum, Alsophila australis, Todea barbara, Adiantum macrophyllum, Adiantum pubescens, Adiantum tenerum, Botrychium Lunaria.* 4. Meist $^3/_4$ der Radialwand: *Trichomanes alatum, Helminthostachys Zeylanica.* 5. Fast die ganze Radialwand: *Lomaria gibba, Scolopendrium officinarum, Gymnogramme schyzophylla, Rhipidopteris peltata, Polypodium leiorhizon, Polypodium vulgare, Hymenophyllum Tunbridgense, Hymenophyllum flabellatum, Trichomanes bipunctatum, Asplenium celtidifolium, Platycerium alcicorne, Davallia bullata, Davallia recurva, Niphobolus Lingua, Nothochlaena Marantae, Polypodium pustulatum.*

d) Auftreten der Zwischenlamelle in der Endodermzelle. — Die Eigentümlichkeit der Endodermzellen der Farne, die primären Kohlehydratmembranen zu verdicken, habe ich schon S. 26, 30 erwähnt. A. Meyer machte zuerst 1881 (S. 257) bei den Sekundär-

endodermzellen von *Aconitum Napellus* auf die dickeren äußeren Tangentialwände aufmerksam. Van Wisselingh (1884, S. 150, 160, 168, 171; 1885, S. 12) und Krömer (1902, S. 89, 99, 100) fanden sie später mehrfach in den Endodermzellen der Phanerogamen. Die dickste von Krömer beobachtete Auflagerung bei *Helleborus niger* gibt er auf 2,75 μ an. Krömer nennt sie (1902, S. 96) Zwischenlamelle. Wie schon erwähnt, verneinen Schwendener (1883, S. 52) und Haberlandt (1904, S. 328) das Vorkommen von mechanischen Verdickungen in den Endodermzellen der Farne. Auch Rumpf (1904) konnte eine derartige Zwischenlamelle bei Farnwurzeln nicht beobachten. Boodle dagegen (1901, S. 703) erwähnt bei Gleichenia, daß die an die äußere sklerotische Schicht anstoßenden Wände der Endodermis zuweilen dünn bleiben. Nach meinen Untersuchungen kommt diese Zwischenlamelle sowohl den Wurzeln wie den Achsen und Wedeln vieler Arten — auf der äußeren Tangentialwand der Endodermis sich ausbildend — zu.

Die Zwischenlamelle zeigt nach eventueller Fortnahme des sie infiltrierenden Vagins durch Eau de Javelle mit Chlorzinkjod die Reaktion der Kohlehydratlamellen, sie scheint ferner nur bei Farnen aufzutreten, deren Leitbündel durch eine Außenscheide verstärkt wird, und gelangt meist zu einer auffallenden Mächtigkeit. Bei einigen Hymenophyllaceen nimmt sie fast das halbe Lumen der Endodermiszelle ein (*Hymenophyllum pulcherrimum* Tat. I Fig. 10). Selten ist die Verdickung in einer Zelle und im ganzen Umfange der Endodermis gleich stark, oft umfaßt sie nur wenige Zellen und fehlt z. B. bei *Hymenophyllum microcarpum* nur vor den Tracheiden. Auf Querschnitten sieht man deutlich diese Verdickungen in der Endodermis nach den Tracheidenbündeln hin abnehmen, vor denen auch keine Außenscheidenzellen liegen, z. B. Wurzel von *Hymenophyllum microcarpum*.

Mit Vorliebe tritt die Verdickung in den Zwickeln und Ausbuchtungen der äußeren Tangentialwände auf, diese ausfüllend, so daß das Lumen aller Endodermzellen in radialer Richtung die gleiche Ausdehnung erhält (z. B. *Hymenophyllum crispatum* Taf. I Fig. 7). Niemals geht die Verdickung über den Casparyschen Streifen in zentraler Richtung hinaus. Ist sie von großer Mächtigkeit, so zieht sie sich von der Radialwand zurück, so daß der Casparysche Streifen von der Verdickung frei bleibt und (Tat. I Fig. 10) die Diffusion der im Wasser löslichen Salze völlig verhindern kann, was mit der Hypothese des Herrn Professor A. Meyer über die Funktion des Casparyschen Streifens gut im Einklang steht.

Die Zwischenlamellen der Farne scheinen immer im Gegensatze zu den Zwischenlamellen der Endodermen einiger Monokotyledonenwurzeln nach van Wisselingh (1884, S. 160, 171) (siehe auch Krömer 1902, S. 100) getüpfelt zu sein. Die Tüpfel sind den der speziellen Art zukommenden Tüpfeln an Größe entsprechend, gehen meist trichterförmig zu und korrespondieren mit den Tüpfeln der Außenscheide. Die Tüpfel können relativ groß sein (*Hymenophyllum microcarpum* Taf. I Fig. 9, 12).

Diese Zwischenlamellen kommen sowohl Arten zu, die zeitlebens Primärendodermzellen besitzen, z. B. *Trichomanes cellulosum* (Wurzel und Rhizom), *Trichomanes Ankersii* (wurzellos, Rhizom), *Trichomanes spicatum* (Rhizom), wie auch Arten, die Sekundärendodermzellen ausbilden, z. B. *Hymenophyllum flabellatum* (Wedel), *Hymenophyllum microcarpum* (Taf. I Fig. 9) (Wurzel), *Hymenophyllum crispatum* (Taf. I Fig. 7), *Hymenophyllum pulcherrimum* (Taf. I Fig. 10, Wurzel), *Polypodium vulgare* (Taf. I Fig. 5, Rhizom und Wedel), *Polypodium pustulatum* (Rhizom, Taf. I Fig. 8), *Niphobolus Lingua* (Rhizom, Taf. I Fig. 6), *Acrostichum axillare* (Rhizom).

Tritt eine Auflagerung einer Suberinlamelle ein, so legt sich diese in die Tüpfel hinein und ist an den Wänden der Tüpfelkanäle ebenso dick, wie an der ungetüpfelten Wandfläche, was schon van Wisselingh (1884, S. 155, 156) und Krömer (1902, S. 96) an Angiospermen-

wurzeln beobachteten. Niemals tritt eine Ausfüllung der Tüpfel durch die Suberinmasse ein, worauf Krömer (1902, S. 97) auch bei den Angiospermenwurzeln schon aufmerksam machte. Tritt eine Infiltration der Außenscheide durch Vagin ein, so geht diese auch sofort auf die verdickte Zwischenlamelle über.

e) Die Sekundärendodermzellen. — Der Bau und das Verhalten der bei vielen Familien der leptosporangiaten Filicinen vorkommenden Sekundärendodermzellen der Farnachsen und Farnwedel, die schon Straßburger (1887, S. 195) für den Wedelstiel von *Pteris aquilina* als ringsum verkorkt angibt, ist derselbe, wie ihn Rumpf von den Farnwurzeln angegeben hat.

Zu den Untersuchungen Rumpfs, der die Reaktionen der in den Sekundärzellen der Endodermis aufgelagerten Suberinlamellen bei den Farnwurzeln näher beschrieben hat (1904, S. 26 usw.), möchte ich noch bemerken, daß innerhalb der einzelnen Arten die Widerstandsfähigkeit gegenüber Kalilauge, Chromsäure und Eau de Javelle verschieden ist. So sind z. B. die Suberinlamellen in den Wedelstielen von *Scolopendrium officinarum* und *Ceterach officinarum* sehr widerstandsfähig gegenüber Eau de Javelle, während die Suberinlamellen anderer Arten fast momentan unter Zurücklassung von ungeformten Massen und Kugeln zerstört werden. Das von Krömer (1902, S. 9) für die Angiospermenwurzeln, von Müller (1906, S. 55) für die Monokotyledonenachsen und von Rumpf (1904, S. 26) für die Filicinenwurzeln angegebene Verfahren der besseren Sichtbarmachung der Suberinlamelle durch langsames Erhitzen der Schnitte in Sudanglycerin war bei den Endodermzellen der Filicinenachsen und -wedel nicht zu verwerten, da die Suberinlamellen sofort zu Kugeln ausschmolzen, die sich mit Sudan III rot färbten (siehe auch Mager 1907). Diese leichte Schmelzbarkeit der Suberinlamellen ist eine interessante, die Suberinlamellen der Achsen und Wedel der *Filicales* von den Suberinlamellen der Angiospermen unterscheidende Eigenschaft.

Was Rumpf (1904, S. 29, 30) über die Anlage der Suberinlamelle bei den Farnwurzeln sagt, trifft auch bei den Farnachsen und -wedeln zu. Immer scheint nach meinen Untersuchungen die Ausbildung der halbseitig und ringsherum aufgelagerten Suberinlamellen zwischen Wurzel und Achse innerhalb derselben Arten konstant zu sein, doch ist ein Vorkommen ringsherum aufgelagerter Suberinlamellen bei Arten mit einseitig auf der inneren Tangentialwand aufgelagerten Suberinlamellen in den Wedeln relativ häufig (*Didymochlaena lunulata*). Auch ein Auftreten einer Suberinlamelle in einer der Endodermis benachbarten Zelle des äußeren Parenchymgewebes oder Leitbündelzelle kann eintreten, so häufig in den innersten auf der inneren Tangentialwand unverdickten Außenscheidenzellen von *Ceterach officinarum*. Am geeignetsten zur Sichtbarmachung der Suberinlamellen zeigte sich Sudan III nach kurzer Eau de Javelle-Behandlung oder nach Verarbeiten durch verdünnte Chromsäurelösung (Rumpf 1904, S. 26).

2. Vorkommen der Endodermis in den einzelnen Familien der Filicinen.

a) Die Familien, die es nur zur Ausbildung einer Primärendodermis gebracht haben.

α) Die eusporangiaten Filicinen. — Betrachten wir die einzelnen Familien der Filicinen, so finden wir bei den nach Rumpf (1904, S. 35) und Campbell (1895, S. 421; 1905, S. 441) ältesten Formen, also den eusporangiaten Filicinen — den Marattiaceen und Ophioglossaceen — ein Auftreten der Endodermis im Rhizome selten und dann meist unvollkommen. Den Wedeln meist gänzlich fehlend tritt sie bei einigen Ophioglossaceen aus dem Rhizom bis in den Petiolus über und war bei den von mir untersuchten Marattiaceen nur bei der *Marattiacee Danaea* auch im Wedel vorhanden.

Die Endodermis ist stets primär. Der Casparysche Streifen — wie wir S. 31 sahen — ist unregelmäßig in einer relativ wenig distinkt ausgebildeten Schicht angelegt.

Bei der Betrachtung der *Ophioglossaceen* zeigt es sich, daß innerhalb der Familie das Auftreten der Endodermis im Rhizome sehr verschieden ist. Betrachten wir zunächst *Ophioglossum:* Russow (1873, S. 117, 121), de Bary (1877, S. 360) sprechen *Ophioglossum* die Endodermis im Rhizome und Wedel ab, Haberlandt erwähnt (1881, S. 130) das Fehlen der Endodermis im Wedel. Van Tieghem (1890, S. 405 ff.) führt im Rhizome von *Ophioglossum vulgatum* eine Endodermis an, die nur an dem ältesten Teile des Rhizoms die Merkmale einer Primärendodermis aufweist (un endoderme à plissements larges et peu saillants faiblement ou pas du tout lignifiés). Poirault verneint dieses Vorkommen (1891, S. 968; 1892, S. 70), zeigt dagegen aber, daß *Ophioglossum Bergianum* Schlecht. — *capense* Schlecht. —, *ellipticum* Hk et Gr. wenigstens am Grunde des Rhizoms eine Endodermis besitzen, die schließlich nur wenige Zellen bildend sich allmählich im jüngeren Rhizome verliert. Diese Angaben bestätigt Poirault 1893 (S. 169), und sie wurden von Sadebeck im Engler-Prantl (1902, S. 455) aufgenommen. Bei den von mir untersuchten Arten konnte ich keine Endodermis in den Rhizomen von *Ophioglossum Lusitanicum* (Herbarmaterial, siehe Kapitel III. C. 2. b) und *Ophioglossum laciniatum* (Herbarmaterial) finden, dagegen war in alten Rhizomen von *Ophioglossum vulgatum* und *Ophioglossum reticulatum* eine unregelmäßige, sehr schnell sich verlierende Endodermis vorhanden.

Für *Botrychium*[1]) ist Milde (1868/69), Russow (1873, S. 120), de Bary (1877, S. 360) für *Botrychium rutaefolium* schon eine Endodermis bekannt. Straßburger (1887, S. 90) gibt Endodermen für die Rhizome von *Botrychium Matricariae*, *Botrychium rutaceum*, *Botrychium Lunaria;* van Tieghem (1890, S. 409) für *Botrychium Lunaria*, *Botrychium boreale*, *Botrychium ternatum*, *Botrychium Virginianum*, *Botrychium daucifolium*, *Botrychium simplex* an. Poirault (1893, S. 169) nimmt allgemein für *Botrychium* eine Endodermis an. Meine Untersuchungen bestätigten diese Angaben völlig, nur *Botrychium lanuginosum Sw.* zeigte keine Endodermis im Rhizome, während die Wurzel dieselbe bis an die Ansatzstelle des Wurzelleitbündels an das Leitbündel des Rhizomes zeigt. Zur Verfügung stand mir ein Exemplar des botanischen Institutes zu Marburg, das von Pantling 1885 in Sikkim gesammelt alle die äußeren morphologischen Merkmale, die Christ (1897, S. 366) für diese Art angibt, zeigte. Auch ihr anatomischer Bau war von den anderer Botrychien, namentlich den ihr nahestehenden Arten der Subspezies: *Phyllotrichium* Prantl verschieden, wodurch ein scharfes Unterscheidungsmittel zwischen diesen schwer zu erkennenden Arten dieser Subspezies gegeben ist. Ich mache besonders aufmerksam auf die ringsherum verdickten, metakutisierten Epidermzellen (siehe Kap. III), den eigenartigen Wundschluß der Wurzeln durch Auflagerung von Kohlehydratlamellen in den der Wunde benachbarten Zellen (siehe Kap. III) und auf die kollenchymatische, hypodermale Schicht der Wurzel (siehe Kap. IV).

Ein Übergreifen der Endodermis außerhalb des peripheren Rhizomparenchymgewebes in den Petiolus konnte ich nur bei *Botrychium ternatum* feststellen, doch verliert sich die Endodermis sehr bald im austretenden Wedel.

Das Vorhandensein einer Endodermis im Rhizome von *Helminthostachys Zeylanica*, das schon Prantl (1883, S. 159), Farmer und Freemann (1899, S. 434) und Gwynne-Vaugham (1902, S. 171) erwähnen, konnte ich bestätigen, desgleichen das von Sadebeck (1902) angeführte Übergreifen der Endodermis in den Petiolus.

Zur Untersuchung der Endodermis von *Helminthostachys Zeylanica* stand mir Spiritus-

[1]) Anmerkung: Über die Synonyma der Gattung *Botrychium* siehe Kapitel III. C. 2. b.

material von zwei völlig intakten Rhizomen zur Verfügung, die ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Professor Goebel verdanke. Verfolgen wir den Verlauf der Endodermis im Rhizom von einem eintretenden Wedelstiele aus: Die vielen in dem Wedelstiel vorhandenen Leitbündel haben sich bei dem Eintritt in das Rhizom zu einem Leitbündel von hufeisenförmiger Gestalt vereinigt (Taf. I Fig. 15—18), dessen Öffnung dem Rhizome zugekehrt liegt. Dieses Leitbündel setzt sich zunächst an die eine Flanke des gleichfalls hufeisenförmigen Leitbündels des Rhizoms an, dessen Öffnung nach der Oberseite des horizontal kriechenden Rhizoms zu liegt (Taf. I Fig. 21, 22), um dann noch eine schmale Anastomose mit der gegenüberliegenden Flanke des Rhizomleitbündels zu bilden (Taf. I Fig. 23). Sofort beim Eintritt des Wedelleitbündels in das Rhizom tritt die Endodermis auf, die anfangs unregelmäßig auftretend, bald das ganze Wedelleitbündel umschließt (Farmer und Freemann 1899, S. 421). Die Endodermis vereinigt sich mit der Endodermis des Rhizomleitbündels und umschließt nur auf eine sehr kurze Strecke das Leitbündel des Rhizoms völlig. Bevor aber schon die Anastomose der beiden Flanken des hufeisenförmigen Leitbündels des Rhizoms erfolgt ist, hat sich die Endodermis bereits wieder auf der Oberseite des Rhizomleitbündels geöffnet (Taf. I Fig. 22, 24). Bis zum Eintritt eines neuen Wedelstielleitbündels bleibt nun die Lage der Endodermis im Rhizome ungeändert, so daß im Rhizom das Leitbündel meist nur dreiseitig von der Endodermis umscheidet ist.

Nur wenigen Arten der Marattiaceen scheint eine Endodermis in den Achsen und Wedeln zuzukommen. Harting (1853) erwähnt, daß die Leitbündel des Rhizoms von *Angiopteris* und *Kaulfussia aesculifolia* teilweise von einer Schutzscheide (gaine parenchymateuse) umgeben sind, während die des Rhizoms von *Marattia cicutaefolia* keine Scheide besitzen. Russow (1873, S. 105) stellt es für die Wedel bestimmt in Abrede, für das Rhizom kann er aus Mangel an Material keine Gewähr leisten. Holle (1876, S. 216) führt eine Strangscheide für den Stamm und den Blattstiel von *Danaea* an, während nach ihm dieselbe für *Marattia* und *Angiopteris* fehlt. Nach de Bary (1877, S. 359) fehlt die Endodermis allen Marattiaceen; nach Haberlandt (1881, S. 130) den Wedeln von *Angiopteris longifolia* und *Marattia laxa*; nach Goebel (1882, S. 285) dem Stamm und den Wedeln von *Angiopteris evecta*. De Bary (1877, S. 359), Goebel (1882, S. 285) betonen, daß die von Harting (1853) aufgefundene, von Russow (1873, S. 106) wiederum angeführte Endodermis im Rhizome von *Angiopteris evecta* nur von den das fleischige Rhizom durchziehenden Wurzeln herrühre; desgleichen Kühn (1889, S. 465) für *Kaulfussia aesculifolia*. Letzterer bezweifelt die Angabe Holles (1876, S. 216) über eine Endodermis für *Danaea trifoliata* (1890, S. 147): Holles Resultate beruhten auf falscher Bestimmung der Art. Leclerc du Sablon (1890, S. 12) findet in jungen Pflanzen von *Angiopteris evecta* eine Endodermis, die unregelmäßiger wie in den Wurzeln ausgebildet ist. Poirault führt diese Angabe wieder an (1873, S. 169). Brebner (1901, S. 778; 1902, S. 529) bestätigt wieder eine Endodermis (definite endodermis) für *Danaea trifoliata*; Farmer (1902, S. 383, 385) auch für junge Pflanzen von *Angiopteris evecta*, *Kaulfussia*, *Marattia fraxinea*. Bei *Angiopteris evecta* kommt es sogar bei jungen Pflanzen nach Leclerc du Sablon (1890, S. 12) zur Ausbildung einer Art inneren Endodermis, wie ich sie für *Botrychium Lunaria* Kap. II B. 3. c. näher beschreiben werde.

Bei den mir zur Verfügung stehenden Pflanzenteilen (Wedel und Stipeln) von *Marattia cicutaefolia*, *Marattia alata* und *Angiopteris evecta* konnte ich keine Endodermis auffinden. An einem alten von Professor Goebel auf Java gesammelten Rhizome von *Angiopteris evecta* fand ich die Ansicht de Barys und Goebels bestätigt, daß es sich — bei dem vorliegenden Materiale wenigstens — bei einem etwaigen Vorkommen einer Primärendodermis nur um die Endodermis der durch das fleischige Rhizomparenchym hindurchtretenden Wurzeln handelte, ähnlich wie ich es von *Botrychium lanuginosum* (S. 34) angegeben habe.

β) Die leptosporangiaten Filicinen. — Bei den ältesten Vertretern der leptosporangiaten Filicinen finden wir auch zeitlebens nur Primärendodermzellen.

Bei den Osmundaceen ist im Rhizom eine ähnliche Endodermis, die sich um das ähnlich wie bei den Ophioglossaceen gebaute, zentrale Leitbündel herumzieht, vorhanden (vgl. de Bary = *Osmunda*, *Todea africana*, *Todea hymenophylloides* (1877, S. 360), Leclerc du Sablon = *Osmunda regalis* (1890, S. 9) und Straßburger (1902, S. 97)). Nach de Bary ist die Endodermis im Blattstiele von *Osmunda* und *Todea africana* undeutlich, dagegen bei *Todea hymenophylloides* deutlich, während sie nach Haberlandt (1881, S. 130) in den Laubausbreitungen von *Osmunda regalis* fehlt. Bei den von mir untersuchten Arten (*Osmunda regalis*, *O. gracilis*, *O. cinnamomea*, *O. Claytoniana*) war eine allerdings häufig durch die anliegenden verholzten Außenscheiden oder das verholzte angrenzende äußere Parenchymgewebe schwer sichtbare Endodermis vorhanden. Schon Straßburger erwähnt (1891, S. 449), daß die Endodermis bei *Osmunda* nicht immer leicht zu unterscheiden ist. Wie sich aber bei meinen Untersuchungen zeigte, war die äußere Tangentialwand der Endodermzelle, desgleichen der äußere Teil der Radialwand nicht verholzt, und es hob sich auf diese Art die Endodermis deutlich von dem verholzten äußeren Parenchymgewebe ab.

In der Familie der Hymenophyllaceen finden wir entgegen von Rumpf (1904, S. 36), der in den Wurzeln von *Trichomanes parvulum* und *Trichomanes radicans* in ganz richtiger Weise breitere Caspary'sche Streifen fand, eine auffällige Abnahme der Breite des Caspary'schen Streifens, die bei einigen *Trichomanes*-Arten bis auf ein Drittel der Breite der Radialwand herabsinkt, eintreten. Es tritt uns aber auf anderer Seite gerade in dieser Familie ein treffliches Bindeglied zwischen den älteren und jüngeren Familien der leptosporangiaten Filicinen entgegen. Rumpfs Annahme (1904, S. 25), die Hymenophyllaceen hätten es in ihren Wurzeln nur zur Ausbildung einer Primärendodermis gebracht (er untersuchte nur die mit Primärendodermen versehenen Arten: *Trichomanes parvulum* und *Trichomanes radicans*), erwies sich als ungenau. Ich konnte feststellen, daß gerade innerhalb dieser Familie das Übergangsglied zwischen den Arten mit Primär- und den Arten mit Sekundärendodermzellen zu finden ist. Es zeigte sich, daß die Gattung *Trichomanes* fast vorwiegend nur Primärendodermzellen ausbildet, während die Gattung *Hymenophyllum* es scheinbar immer (auch in der Wurzel) zur Ausbildung von Sekundärendodermzellen bringt. Nur mit Primärendodermzellen fand ich: *Trichomanes accedens*, *T. alatum*, *T. Ankersii*, *T. apodum*, *T. bicorne*, *T. bipunctatum*, *T. brachypus*, *T. cellulosum*, *T. crispum*, *T. cristatum*, *T. cuspidatum*, *T. Hookeri*, *T. Kraussii*, *T. laceratum*, *T. leptophyllum*, *T. membranaceum*, *T. muscoides*, *T. obscurum*, *T. Petersii*, *T. parvulum*, *T. radicans*, *T. sinuosum*, *T. sphenodes*, *T. spicatum*, *T. trichoideum*. Mit Sekundärendodermzellen dagegen: *Trichomanes auriculatum*, *Hymenophyllum flabellatum*, *H. microcarpum*, *H. polyanthos*, *H. pulcherrimum*, *H. Tunibridgense*.

b) Die Familien, die es zur Ausbildung einer Sekundärendodermis gebracht haben.

Hier kommen sämtliche übrigen Familien der Filicinen in Betracht einschließlich der mit Sekundärendodermen versehenen Arten der Familie der Hymenophyllaceen.

α) Rhizom. — Wir haben gesehen, daß schon sehr bald hinter dem Vegetationspunkte im Rhizome fast gleichzeitig mit dem Auftreten der Tracheiden die Anlage des Caspary'schen Streifens erfolgt. Rings um das Gefäßbündel fast gleichzeitig angelegt, tritt er zuerst im Mittelpunkte der Radialwände der embryonalen Endodermzellen punktförmig auf und hat bald seine definitive Breite erlangt. In diesem Primärstadium bleibt die Endodermis des Rhizoms fast stets, selten treten auf den äußeren Tangentialwänden Verdickungen von Kohlehydratlamellen auf (siehe S. 31). Selten auch treten die Endodermen der Rhizome

in den Sekundärzustand ein. Man findet nur immer mehr oder weniger zerstreut einige Zellen oder Zellgruppen in den Sekundärzustand übergehen, so namentlich in alten Rhizomen (*Nothochlaena Marantae*) oder am absterbenden Ende von langhin kriechenden Rhizomen (z. B. *Davallia bullata* in einem Falle erst bei einer Entfernung von 72 cm vom Vegetationspunkte). Wie *Davallia bullata* verhalten sich noch: *Polypodium sinuosum*, *Goniophlebium glaucophyllum*, *Oleandra articulata*. Namentlich ist bei *Phegopteris Robertiana* und *Davallia recurva* das Auftreten der Sekundärendodermis im Alter des Rhizoms gut zu beobachten. Bei *Davallia recurva* ist die Endodermis plötzlich mit dem Verschwinden der Stärke im äußeren Parenchymgewebe sofort völlig in den Sekundärzustand eingetreten. Immer ist aber eine ölartige Substanz in den Endodermzellen reichlich vorhanden, die bei vielen Arten das ganze Zelllumen ausfüllen kann. Dieses Öl und Fett zeigt die bekannten Suberinreaktionen (siehe Rumpf 1904, S. 26 ff.; H. Müller 1906, S. 55). — Die unterirdisch oder oberirdisch langhinwachsenden Stolonen der kurzrhizomigen Arten, desgleichen viele langhinkriechende Rhizome der Hymenophyllen, die relativ dünn als Verbreitungssprosse dienen, bilden stets sehr bald eine völlig geschlossene Sekundärendodermis aus. In ihnen erfolgt sehr bald hinter dem Vegetationspunkte in den Primärendodermzellen eine Auflagerung von Suberinlamellen, die sich je nach der Art bald ringsherum (*Nephrolepis tuberosa*) oder halbseitig (*Strutiopteris germanica*) anlegt. Der Schluß geschieht unregelmäßig, indem bald hier, bald dort, bald vor dem Siebteile, bald vor dem Tracheidenteile des Leitbündels eine Suberinlamelle den Endodermzellen eingelagert wird. Sehr bald ist aber der Schluß der Endodermis vollständig, so daß keine Zelle ohne Suberinauflagerung verbleibt, die als Durchlaßzelle einen Austritt von Nährstoffen aus dem Leitbündel gestatten könnte. Sehr scharf ist das Auftreten der Sekundärendodermis auch noch innerhalb des Rhizoms bei Arten, die im Rhizom nur Primärendodermen besitzen, zu beobachten, sobald hier Stolonen, Wurzeln oder Wedelstiele austreten, da diese sofort auf dem ganzen Umkreise des Leitbündels in der Endodermis Suberinlamellen auflagern. Mit der Sekundärendodermis treten hier auch gleichzeitig — falls sie im Rhizom nicht schon vorhanden waren — die Außenscheiden und hypodermalen Rindenschichten auf.

β) Wedel. — Im wachsenden Wedel wird gleichzeitig mit der fortschreitenden Ausbildung der Leitbündel der Nerven auch die Primärendodermis angelegt, die schließlich die Leitbündel völlig umschließt. Wie wir schon sahen, ist bei der Anlage der Primärendodermis im Wedel eine kure Intermediärzone zu beobachten. Bei *Scolopendrium officinarum* erstreckt sie sich auf 0,5 cm. Die anfangs punktförmige Anlage der Casparyschen Streifen auf der Mitte der Radialwand verbreitert sich sehr schnell und hat bald die definitive Breite erlangt. Die ersten Casparyschen Streifen treten vor den Siebteilen auf, schreiten sehr schnell über die Flanken des Bündels fort und bilden sich dann erst vor den Tracheidenteilen des Bündels aus. Bei Farnen, deren Soren am Ende der Nerven stehen, erfolgt hier natürlich zuletzt die Anlage des Casparyschen Streifens. Liegen die Soren seitlich auf den Nerven wie bei *Oleandra articulata* auf kleinen Verdickungen des Leitbündels oder am Nerven wie bei *Scolopendrium officinarum*, so wird bei fortschreitender Anlage des Casparyschen Streifens dieser zuletzt vor dem Sorus angelegt. Bei *Scolopendrium officinarum* z. B. hat der an die untere Epidermis nahe herantretende Nerv eine halbe Drehung gemacht, so daß der sonst der Blattunterseite zugekehrte Siebteil zur Hälfte dem Tracheidenteile Platz gemacht hat. Hier treten gleichzeitig im Gegensatze zu oben zuerst vor Tracheiden- und Siebteil die Casparyschen Streifen auf, während die an den Flanken vor und gegenüber dem Sorus liegenden späteren Endodermzellen sich noch im embryonalen Zustande befinden. Bald weisen auch die dem Blattmesophyll zugekehrten Endodermzellen den Casparyschen Streifen auf,

während die letzte Radialwand der Endodermis ohne Casparyschen Streifen unter dem Sorus liegt. Bei dem akropetalen Wachstum der Farnwedel ist es erklärlich, daß die jeweilig unteren Segmente der Wedel oder bei ungefiederten Blättern die untersten Nerven schon ihre definitive Ausbildung bezüglich der Primärendodermis erlangt haben, ja daß der Wedelstiel und der unterste Teil der Rachis schon völligen Schluß zeigen und die untersten Segmente oder Nerven sogar schon die ersten Sekundärendodermzellen ausgebildet haben können, während die Spitze der Wedel noch embryonal ist.

Schon während der Ausbildung des Wedels beginnt der Schluß im Wedelstiel. Er schreitet über die Rachis fort auf die Seitennerven erster und höherer Ordnung übergehend. Immer aber ist die Anlagerung der Suberinlamellen wie bei den Stolonen (S. 37) unregelmäßig, doch ist der Siebteil besonders in den Nerven höherer Ordnung deutlich bevorzugt. Der Schluß schreitet fort, bis endlich die letzte Endodermzelle vor den Soren geschlossen ist (Taf. I Fig. 11, 14). Stets tritt dieser Schluß aber erst bei völliger Sporenreife ein. Sind die Soren endständig, so ist der Nerv völlig geschlossen, sind sie seitenständig, wie bei *Scolopendrium officinarum*, so geschieht nach erfolgter Sporenreife der völlige Schluß der Endodermis bis in die äußerste Spitze des Nerven sehr schnell. Mit der eingetretenen Sporenreife und dem hierdurch bedingten Schluß der Endodermis beginnt auch der Wedel sofort abzusterben. Sofort nach dem Schluß ist im ganzen Parenchym des Wedels keine Stärke mehr anzutreffen, nur Spaltöffnungszellen und etwa durch Verletzungen vom übrigen Blattmesophyll abgeschnittene Partieen führen noch Stärke. Unter Bräunung der Membran tritt eine häufig sehr reichliche (*Goniophlebium glaucophyllum*) Abscheidung von öl- oder fettartigen Substanzen in den Parenchymzellen auf. Diesen Schluß der Endodermis durch die Sekundärendodermis, der im Gebiete der Pteridophyten, Gymnospermen, Angiospermen eine einzig dastehende Erscheinung der Filicinen ist, fand ich bei allen untersuchten einheimischen und vielen tropischen Arten, soweit sie eine Sekundärendodermis entwickeln. Viele exotische Arten zeigten wohl weit hinauf in den Nerven diesen Schluß der Endodermis, doch nicht in den äußersten Nervenenden, was vielleicht mit der ungenügenden Ausreifung der Soren bei unseren kultivierten Gewächshauspflanzen in Verbindung zu setzen ist. Die Suberinlamellen der Nervenenden sind außerdem so zart, daß sie durch Eau de Javelle sehr leicht zerstört werden können, was die Beobachtung bei der häufig schwierigen Entfernung des Vagins aus der Zellmembran durch Eau de Javelle stark hindert. Immer aber ist auch bei den tropischen Arten schon eine starke, lamellenartige Anlagerung von Öl- oder Fettmassen nachzuweisen. Feststellen konnte ich den völligen Schluß der Endodermis in den Wedeln von: *Scolopendrium officinarum*, *Aspidium Filix mas*, *As. aculeatum*, *As. setosum*, *As. lobatum*, *As. Lonchitis*, *Cystopteris fragilis*, *C. bulbifera*, *Struthiopteris germanica*, *Polypodium vulgare*, *Ceterach officinarum*, *Nothochlaena Marantae*, *Davallia bullata*, *D. recurva*, *Nephrolepis tuberosa*, *Asplenium Trichomanes*, *Polystichum spinulosum*, *Goniophlebium glaucophyllum*, *Olcandra articulata*, *Hymenophyllum flabellatum*.

3. Die innere Endodermis.

Das häufige Auftreten einer inneren Endodermis in den Leitbündeln der Farnachsen d. h. also einer Endodermis, die innerhalb der von einer Endodermis mehr oder weniger umschlossenen Leitbündel vorkommt, und die eine mehr oder weniger zentrale Parenchym- oder Sklerenchymschicht von den Elementen des Leitbündels trennt, scheint nur eine unwesentliche und nebensächliche Erscheinung zu sein, die auf verschiedenen Ursachen beruhen kann. Wir finden sie fast in allen Familien der Filicinen auftreten und sie fast stets mit der äußeren Endodermis in Verbindung stehen. Ihre Funktion scheint genau dieselbe wie

die der äußeren das periphere Parenchymgewebe von dem Leitbündel abschließenden Endodermis zu sein, da sie das an den Blattlücken mit dem äußeren Parenchymgewebe in Verbindung stehende zentrale Parenchym von dem Leitbündel trennen soll, um auch hier den Austritt der Nährstoffe aus den Leitbündeln zu regeln. In den wenigen Fällen, wo der Zusammenhang des mit einer Endodermis umgebenen, zentralen Parenchyms nicht vorhanden ist, scheint er im Verlaufe der phyllogenetischen Entwicklung verloren gegangen zu sein, denn gerade das zufällige Antreffen von Verbindungsbrücken in diesen Fällen zwischen äußerer und innerer Endodermis, wie z. B. der von Boodle (1903, S. 511) beobachtete Fall bei *Schizaea dichotoma*, deutet darauf hin.

Eine Ausbildung einer inneren Endodermis kann hauptsächlich durch folgende Vorgänge eintreten:

a) durch Umgestaltung eines C-förmigen zu einem röhrenförmigen Leitbündel;
b) durch Verschmelzung mehrerer Leitbündel zu einem röhrenförmigen Leitbündel;
c) durch die bei dem Eintritt eines Blattleitbündels in ein Rhizomleitbündel entstehenden Einsenkungen des peripheren Parenchymgewebes in die Rhizom- oder Wedelleitbündel.

a) Die Ausbildung einer inneren Endodermis durch Umgestaltung eines C-förmigen zu einem röhrenförmigen Leitbündel. — Diesen Fall finden wir am typischsten bei den Marsiliaceen. Hier bei den Marsiliaceen ist die Entstehung einer inneren Endodermis durch Zusammenfaltung und Verschmelzung eines ursprünglich C-förmigen Leitbündels zu einer geschlossenen Röhre, durch die ein Teil der Endodermis und ein Teil des außerhalb des Leitbündels gelegenen Parenchymgewebes abgeschnitten wird, gut zu verfolgen. Letzteres wird zu einem „Mark", das dem peripheren Parenchymgewebe in histologischer Beziehung in jeder Weise gleicht.

Schon Russow (1873, S. 1) erwähnt dieses Vorkommen bei den Marsiliaceen, das ich bestätigen konnte. Russow erwähnt den gleichen morphologischen Wert zwischen äußerem Parenchymgewebe und „Mark"; er zeigt, daß das Bündel beim Austritt eines Blattleitbündels C-förmig wird, und daß hier innere Endodermis und „Mark" mit äußerer Endodermis und äußerem Parenchymgewebe verbunden sind. Auf anderer Seite behält in der geschlossenen Röhre des Leitbündels das „Mark" eine spitzdreieckige Gestalt mit abgerundeter Basis bei, deren Spitze vor den nicht völlig vereinten Holzelementen der beiden Seiten des ursprünglich hufeisenförmigen Leitbündels zu liegen kommt. Straßburger (1891, S. 450) erwähnt dann die Entstehung der mit innerer Endodermis versehenen Leitbündelröhre in derselben Art. Hinweise auf diesen Marsiliatyp finden sich noch bei Boodle (1899, S. 624), Leclerc du Sablon (1890, S. 1), Seward and Dale (1901, S. 487), Gwynne-Vaughan (1901, S. 77), Chandler (1905, S. 373).

Hieran schließen sich wohl die Fälle, die Boodle (1901 u. 1903, S. 511) angegeben hat bei der Beschreibung der inneren Endodermis von *Schizaea dichotoma*, an die er die von Tansley (1903, S. 493) gefundene von *Schizaea malaccana* anschließt, die von Tansley und Chik (1903, S. 493) als selten nur in größeren Leitbündeln vorkommend beschrieben sind. Boodle findet bei *Schizaea dichotoma* kurze, geschlossene Bündel einer im Innern des Leitbündels liegenden Endodermis, die bis 15 dem äußeren Parenchymgewebe oder dem übrigen „Mark" ähnliche Zellen — hin und wieder auch Tracheiden — einschließen können. Diese Bündel liegen vor den Verbindungsstellen der Holzteile des ehemalig offenen Leitbündels; denn Boodle findet einmal hier ein starkes Einbiegen des Siebteils nach innen und auch innerhalb von dem Holzteile abgeschlossene (2—3) Siebröhren, während er einmal sogar eine Verbindung zwischen äußerer und dieser inneren Endodermis feststellen konnte.

Nicht vorzukommen scheint diese innere Endodermis bei den verwandten Arten *Schizaea laevigata* (Russow, 1873, S. 97), *S. pusilla* (Britton and Taylor, 1901) und *S. digitata* (Boodle 1901, S. 375).

b) Die Ausbildung einer inneren Endodermis durch Verschmelzung mehrerer Leitbündel zu einem röhrenförmigen Leitbündel. — Der einfachste Fall dieser Art der Ausbildung einer inneren Endodermis ist wohl der von Brebner (1902, S. 529) von dem Rhizom von *Danaea simplicifolia* beschriebene. Hier bei *Danaea simplicifolia* legen sich auf eine sehr kurze Strecke die einzelnen, das Parenchymgewebe des Rhizoms durchlaufenden, mit einer Endodermis umgebenden Leitbündel seitlich zusammen. Die Verbindungsbrücken der Endodermis schwinden, und es erscheint auf Querschnitten im Innern des nunmehr röhrenförmigen Bündels eine von der äußeren getrennten inneren Endodermis, die ein inneres (mit dem äußeren Parenchymgewebe zusammenhängendes) Parenchymgewebe einschließt. Innere Endodermis wie inneres Parenchymgewebe bleiben mit den äußeren Teilen in Verbindung. — Bei vielen Osmundaceen erstreckt sich dagegen diese Aneinanderlagerung und Vereinigung vieler Leitbündel zu einem ein zentrales Parenchymgewebe führenden, röhrenförmigen Leitbündel durch das ganze Rhizom. Nur bei *Osmunda cinnamomea* kommt es jedoch noch zur Ausbildung einer inneren Endodermis, die ein inneres Parenchymgewebe, das nach Jeffrey (1903, S. 126, 127) in histologischer Beziehung dem außerhalb des Leitbündels liegenden Parenchymgewebe gleicht, von dem Leitbündel trennt. Diese innere Endodermis steht nach Jeffrey (1903, S. 124, 126) nicht nur allein durch die bei der Verzweigung des Rhizoms im Leitbündel entstehenden Lücken, sondern auch durch die beim Eintritt eines Blattleitbündels in das Rhizomleitbündel entstehenden Blattlücken mit der äußeren Endodermis in Verbindung.

c) Die Ausbildung einer inneren Endodermis durch die bei dem Eintritt eines Wedelleitbündels in ein Rhizomleitbündel entstehenden Einsenkungen des peripheren Parenchymgewebes in die Rhizom- oder Wedelleitbündel. — Beim Eintritt eines Wedelleitbündels, das meist hufeisenförmig an das Rhizomleitbündel antritt, entstehen häufig sogenannte Blattlücken, daher Öffnungen in dem Leitbündel, in das sich das immer von dem Leitbündel durch die Endodermis getrennte äußere Parenchymgewebe mehr oder weniger tief einsenken kann. Dieses in das Innere des Leitbündels gelangte, gegen das Leitbündel durch die Endodermis abgeschlossene Parenchymgewebe kann sich im Zentrum des Leitbündels noch mehr oder weniger weit fortsetzen, um eventuell bei dichter Aufeinanderfolge der eintretenden Wedelleitbündel und der hierdurch entstehenden Blattlücken mit dem durch die nächste Blattlücke eintretenden, von einer Endodermis gegen das Leitbündel hin abgeschlossenen Parenchymgewebe zu verschmelzen. Es wird auf diese Art ein zentrales „Mark“ vorgetäuscht, das aber wie die es vom Leitbündel abschließende Endodermis mit der äußeren Endodermis durch die Blattlücken mit dem äußeren Parenchymgewebe in Verbindung steht. Innere wie äußere Endodermis erfüllen daher die gleiche Funktion, daher den Austritt von Nährstoffen in das äußere und in das mit dem äußeren zusammenhängende innere Parenchymgewebe zu regulieren.

Diese innere Endodermis tritt, der Einsenkung des Parenchymgewebes entsprechend, von der einfachsten, schwachen Einsenkung in das Innere des Leitbündels bis zur vollständigen inneren Umscheidung des Leitbündels auf. Immer scheint sie aber mit der äußeren Endodermis verbunden zu sein, abgesehen von einigen Fällen bei den Ophioglossaceen, wo Endodermzellen losgelöst vor der sich in die Blattlücke einbiegenden Endodermis erscheinen, und dem Auftreten von „Markinseln“ und innerer Endodermis in der Nähe des Vegetations-

punktes bei *Matonia pectinata* nach Tansley (1905, S. 175) und den von Endodermis umgebenen „Markinseln“ einiger Gleicheniaceen (siehe unten).

Schon bei den Ophioglossaceen tritt diese Art der inneren Endodermis auf; doch ist hier, wie schon erwähnt, der Zusammenhang mit der äußeren Endodermis lückenhaft. Poirault ist nach van Tieghem (1890, S. 409) der Entdecker dieser inneren Endodermis bei den Ophioglossaceen, die Poirault für *Botrychium Lunaria, B. boreale* gefunden hat. Poirault erwähnt sie nochmals (1891, S. 968; 1893, S. 169). Jeffrey (1903, S. 128) führt die Angaben Poiraults an. Nach Poirault kommt sie *Botrychium ternatum, B. Virginianum, B. daucifolium, B. simplex* und *Helminthostachys Zeylanica* nicht zu (siehe auch van Tieghem 1890, S. 409). Farmer (1899, S. 434) und nach Farmer auch Jeffrey (1903, S. 128) geben dagegen für *Helminthostachys* eine innere Endodermis an.

Roeper (1859), Milde (1868/69), später Russow (1873, S. 120) beschreiben den Bau des Rhizoms von *Botrychium*, welche Art ich näher auf die innere Endodermis untersuchte, eingehend. Mildes Aufzeichnung, nach welcher sich das Leitbündel auf seinem Wege durch das Rhizom bald öffnet und schließt, fand ich bestätigt. Die erste Öffnung des Leitbündels im jungen Rhizom geschieht beim Austritt des ersten Wedelleitbündels (also Blattlücke). Von diesem Orte an wird das bisher „marklose“ Leitbündel des Rhizoms (van Tieghem 1890, S. 407) von einem zentralen „Marke“ angefüllt. Russow (1873, S. 120) fand, daß die Endodermis sich über die Ränder des offenen Leitbündelrohres hinüberwölbt und hier verschwindet, „so daß der mittlere Teil der konkaven Fläche des Leitbündels gegen das Mark von keiner Schutzscheide umgeben ist“. Nach van Tieghem (1890, S. 407) aber erstreckt sich, sobald ein Wedelleitbündel, über das ein Teil der Endodermis hinübergeht, sich vom Rhizomleitbündel loslöst, die Endodermis über den Rand des immer nur hier offenen Leitbündelrohres hinüber. Die beiden Seiten der hinüberragenden Endodermis nähern sich und fließen im Leitbündelrohre zusammen. Die im Leitbündelrohre liegenden Endodermzellen sind nur noch durch wenige Zellen mit den äußeren Endodermzellen verbunden; die Verbindung schwindet auch, so daß eine völlig von der äußeren abgeschlossene, distinkte innere Endodermis vorhanden ist. Letztere verschwindet erst ungefähr bei der vierten Wedelaustrittstelle im Leitbündel; immer vereinigt sie sich aber wieder mit der äußeren Endodermis an den Öffnungsstellen des Leitbündelrohres — eben den Blattlücken.

Zur Untersuchung der inneren Endodermis schnitt ich verschiedene Rhizome von *Botrychium Lunaria* in Querschnitte mit der Hand und mit dem Mikrotom auf. Die Schnitte wurden mit Äther behandelt, um das Öl oder Fett aus der Endodermis zu entfernen, dann mit verdünnter Salzsäure schwach erwärmt, um die reichlich sowohl im äußeren wie im zentralen Parenchymgewebe lagernde Stärke zu invertieren, ausgewaschen und dann gefärbt. Als Färbemittel erwies sich am geeignetsten Methylenblausafraninlösung (A. Meyer, 1907, S. 209). Meine Beobachtungen bestätigten teilweise die Angaben von van Tieghem. Beim Austritt des ersten Wedelleitbündels aus dem vorher „marklosen“ Leitbündel des Rhizoms öffnet sich die Endodermis, wölbt sich über den Rand hinüber und kann hier zusammenfließen oder einzelne Endodermzellen ablösen. Die in dieser Art gebildete innere Endodermis ist von der äußeren schließlich nur scheinbar getrennt, da dieselbe in das „Mark“ des wieder geschlossenen Leitbündelrohres hineingreift; sie verliert sich aber sehr bald im Leitbündelrohre, um an den nächsten Blattlücken wieder — allerdings allmählich, wie es van Tieghem (1890, S. 408) schon angibt, — undeutlicher zu erscheinen. Auf Querschnitten, die das wieder geschlossene Leitbündelrohr treffen, ist dann natürlich leicht eine deutlich getrennte innere und äußere Endodermis anzutreffen.

Die von Farmer und Freemann (1899, S. 434) für *Helminthostachys* angegebene, un-

regelmäßig verlaufende, durch die Blattlücken mit der äußeren Endodermis in Verbindung stehende innere Endodermis im Rhizom konnte ich nicht auffinden. Nach den Angaben von Farmer und Freemann scheint sie ähnlich wie bei *Botrychium Lunaria* ausgebildet zu sein.

Bei den Schizaeaceen findet sich diese innere, durch Einbiegung an den Blattlücken entstandene Endodermis bei *Schizaea dichotoma* (Boodle 1901, S. 378; 1903, S. 511; Chandler 1905, S. 375), *S. bifida* (Boodle 1903, S. 511), *Aneimia coriacea* (Boodle 1901, S. 387), *A. Mexicana* (Boodle 1899, S. 624; 1901, S. 385; Gwynne Vaughan 1901, S. 73); bei den Gleicheniaceen nach Poirault in den Rhizomen von *Gleichenia polypodioides* (1892, S. 1101), *G. pubescens*, *G. flagellaris* (1893, S. 176). Hier bei den Gleicheniaceen finden sich nach Poirault auch in den Wedelstielen innere Endodermen, die entweder nur kurze Inseln (*Gleichenia hecistophylla* Hook. 1892, S. 1101 — einer Art, der die innere Endodermis an den Blattlücken fehlt, 1893, S. 172 — und *Gleichenia polypodioides* 1893, S. 182), oder lange Stränge von „Sklerenchym" umschließen, die bis zu den Wedelverzweigungen reichen (*Gleichenia speluncae* 1893, S. 182; *Platyzoma microphylla* 1893, S. 180). Boodle erwähnt die Angaben von Poirault (1899, S. 625; 1901, S. 721, 735) und zeigt die innere Endodermis noch für die Wedelstiele von *Gleichenia dichotoma* und *pectinata* (1901 S. 728) an.

Ungeheuer häufig scheint das Vorkommen der inneren Endodermis in Verbindung mit den Blattlücken bei den Cyatheaceen nnd Polypodiaceen zu sein. Leclerc du Sablon stellte sie bei jungen Pflanzen von *Pteridium aquilinum* fest (siehe auch Straßburger 1891, S. 450). Seward (1901 S. 487) bei *Dipteris conjugata;* Tansley and Lulham (1903, S. 158, 159) bei *Lindsaya orbiculata*, *L. orbiculata v. tenera*, *L. rigida*, *L. Lancea*, *L. Guyanensis*. *L. repens*, *Davallia repens* (siehe auch Boodle 1903, S. 511; Chandler 1905 S. 375); Gwynne Vaughan bei *Davallia aculeata* (1903, S. 689) und *Loxsoma Cunninghamii* (1901 S. 76); Chandler (1905) bei *Lomaria spicant* (S. 375), *Asplenium bulbiferum*, *Nephrodium setigerum* (S. 393); *Nothochlaena sinuata*, *Asplenium Nidus* (S. 396), *Asplenium falcatum* (S. 397). *Pteris palmata* (S. 398), *Dicksonia antarctica* (S. 400).

In nahe Verbindung mit diesem Auftreten der inneren Endodermis, die mit der äußeren Endodermis durch die Blattlücken in Kommunikation stehen, kann man jene Fälle setzen, in denen sich das Leitbündel in mehrere (oft drei) ineinander gelagerte Leitbündelröhren differenziert, die immer durch eine Endodermis vom inneren Parenchymgewebe abgegrenzt sind. Diese Abgrenzung ist nötig, da auch das innerste Parenchym an den Ansatzstellen der inneren Leitbündelröhre an die jeweilig außen liegenden Leitbündelröhren und zuletzt an den Blattlücken mit dem peripheren Parenchymgewebe in Verbindung steht. In diesen Fällen findet man daher auf Querschnitten häufig mehrere ineinander lagernde innere Endodermen (*Matonia pectinata*, Tansley 1905, S. 475 ff.).

C. Biologisches.

Den Untersuchungen über die Endodermis der Farnachse lag wieder als heuristisches Prinzip die Ansicht des Herrn Professor A. Meyer über die Funktion verkorkter Lamellen zugrunde. Wir finden diese Anschauung bei Krömer (1903, S. 128, 129), Rumpf (1904, S. 2) für die Wurzeln und neuerdings bei H. Müller (1906, S. 26) für die Achsen der Monokotyledonen ausgesprochen.

Ich möchte nun im folgenden Abschnitte erläutern, wie die bei meinen Untersuchungen aufgefundenen Resultate hiermit in Einklang zu bringen sind.

1. Das Rhizom.

Als Verbindungsglied zwischen Wedel und Wurzel tritt bei den Farnen das Rhizom auf. Es fließen in ihm das aus den Wurzeln kommende Bodenwasser und gleichzeitig die aus den Blättern herrührenden Produkte der Assimilation. Anderseits dient das Rhizom bei den Farnen vor allen Dingen 1. als Speicherorgan und 2. als Verbreitungsorgan.

a) Das Rhizom als Speicherorgan. — Die mehrjährigen Farnrhizome dienen vorzüglich der Speicherung und bilden dieserhalb häufig in dem Parenchymgewebe außerhalb der Leitbündel ein gewaltiges Speicherorgan aus. Dieser Funktion entsprechend muß ein Durchtreten der Nährstoffe durch die Endodermis der Leitbündel stattfinden können. Wir finden daher, daß es bei den als Speicherorgan dienenden Rhizomen der Farne durchgängig nur zur Ausbildung einer Primärendodermis kommt, niemals aber zur Ausbildung einer eigentlichen, geschlossenen Sekundärendodermis. Höchstens finden sich einzelne Zellen oder Zellkomplexe von Endodermzellen, die in den Sekundärzustand eingetreten sind. Hand in Hand mit dem Fehlen der Sekundärendodermis findet sich das außerhalb der Leitbündel gelegene Parenchymgewebe immer vollgestopft mit großen Mengen von Stärke. Geht aber die Funktion des Rhizoms als Speicherorgan in alten Rhizomteilen verloren unter Verlust der Stärke und gleichzeitigem stärkeren Auftreten von Fett- oder Ölmassen, so tritt die Endodermis auf dem ganzen Umkreise des Leitbündels sofort in den Sekundärzustand ein. Es handelt sich hier aber immer nur um verschwindend kurze Strecken; so trat dieser Schluß z. B. bei einem langhinkletternden Rhizome von *Davallia bullata* erst in einer Entfernung von 72 cm vom Vegetationspunkte auf.

b) Das Rhizom als Verbreitungsorgan. — Dienen Rhizomstücke aber nur schneller Verbreitung der Art auf vegetativem Wege, wie die Stolonen von *Nephrolepis tuberosa* oder die meist unterirdischen Ausläufer von *Strutiopteris germanica*, so zeigt es sich, daß mit dem Verluste der Speicherfunktion in dem äußeren Parenchymgewebe sofort kurz hinter dem Vegetationspunkte die Endodermis in den Sekundärzustand eintritt. Deutlicher treten diese Verhältnisse noch hervor, wenn man die Eintrittsstellen der ausschließlich Nährstoffe leitenden Organe (Wurzel und Wedelstiele) in die Speicherorgane — hier die Rhizome — betrachtet. Momentan im ganzen Umkreise der Endodermis ist an solchen Austrittstellen die Endodermis in den Leitungsorganen in den Sekundärzustand eingetreten.

2. Der Wedel.

Verfolgen wir den Ausbau der Endodermis in dem Wedel, so sehen wir, wie gesagt, daß im Wedelstiele ein Schluß der Endodermis sehr bald eintritt, was mit der Funktion des Wedelstieles als Leitungsorgan gut übereinstimmt. Die Ausbildung des Casparyschen Streifens schreitet sehr bald mit dem Wachsen des Blattes auf die Rachis und die benachbarten Nerven gleichmäßig fort, so daß nur noch die jüngsten Nerven ohne Endodermis bleiben. Der Schluß der Endodermis durch die aufgelagerten Suberinlamellen folgt dem Casparyschen Streifen sehr bald nach. Hierdurch kommt es sehr leicht zustande, daß der Wedelstiel und die unteren Hauptnerven der segmentierten oder unsegmentierten Wedel schon eine völlig geschlossene Sekundärendodermis zeigen, während die Spitze des akropetal wachsenden Farnwedels noch embryonal ist und auch noch mehr oder weniger eingerollt sein kann. Casparyscher Streifen wie Suberinlamellen treten analog den Wurzeln auf einer sehr kurzen Strecke vor den Siebteilen auf, schreiten auf die benachbarten Zellen unregelmäßig über und sind sehr bald auf dem ganzen Umkreise der Endodermis ausgebildet. Ist die Sporenreife eingetreten, so schließt sich die Endodermis völlig, und der Wedel stirbt sofort ab. Dieser Schluß der Endodermis bezweckt wahrscheinlich, daß die im Leitbündel vorhandenen Nährstoffe noch zum Orte der Speicherung in den Rhizomen abgeleitet werden können.

Im Rhizome regulieren die Primärendodermzellen zunächst das Austreten der Nährstoffe aus dem Leitbündel in das umgebende periphere Parenchymgewebe und dann erst in der folgenden Vegetationsperiode umgekehrt das Eintreten aus dem Parenchymgewebe in die Leitungsorgane, um die Nährstoffe an den Ort des Verbrauches, eben den Vegetationspunkten, zu entsenden, bis von den sich mehr und mehr entfaltenden Assimilationsorganen neue Baustoffe erzeugt werden. Im Wedel dagegen regulieren die Primärendodermzellen zunächst die Aufnahme der Nährstoffe in die Leitungsgewebe, die sie entweder direkt durch den Wedelstiel ableiten oder bei der Zuleitung der Nährstoffe zu den Orten des Verbrauches, d. h. den Vegetationspunkten und den Soren, behilflich sind. Wie stark nun diese Ableitung aus fertilen Wedeln ist, und wann sie hauptsächlich geschieht, ist durch Experimente noch nicht festgestellt worden. Wenn wir aber die Hypothese des Herrn Professor A. Meyer über die Suberinlamellen als richtig voraussetzen, so müssen die Nährstoffe folgenden Weg nehmen: Die in dem Blattmesophyll erzeugten Nährstoffe können, solange der Wedel noch in der Entwicklung ist, und soweit sie das Blattmesophyll nicht zum eigenen Aufbau benötigt, überall durch die sich noch im primären Zustande befindliche Endodermis in die Leitbündel gelangen. Tritt der Wedel aber in das Stadium ein, wo er die Soren zu entwickeln beginnt, so wird durch den von der Rachis aus vordringenden Schluß der Endodermis, der durch die Auflagerung der für Nährstoffe undurchlässigen Suberinlamellen auf dem ganzen Umkreise der Endodermis in den Endodermzellen geschieht, der Nährstoffstrom gezwungen, in dem Blattmesophyll seinen Weg nach den noch eine Primärendodermis zeigenden Leitbündelteilen zu nehmen. Der voranschreitende Schluß der Endodermis konzentriert aber die Durchlässigkeit der Endodermis für Nährstoffe mehr und mehr auf jene Plätze, an denen die Aufnahme von Nährstoffen besonders erwünscht ist. Wir haben aber gesehen, daß, sobald die Wedel die Soren entwickeln, die Endodermis nur noch unter den Soren und den Nervenenden, unter denen oder in deren Nähe gerade die Soren angelegt werden, und nach denen eine besonders starke Ausstrahlung der Blattmesophyllzellen zu beobachten ist (Taf. I Fig. 13 *Nephrolepis tuberosa*), offen ist. Durch den Schluß der Endodermis bis an die Soren wird der Nährstoffstrom daher gezwungen, immer seinen Weg aus dem Blattmesophyll in das Leitbündel durch die Soren zu nehmen, wodurch diese Plätze, an denen ja ein besonders starker Verbrauch an Baustoffen stattfindet, zunächst und vor allen Dingen mit Baustoffen versorgt werden. Sind dagegen die Nerven ohne Soren, so wird hier bei gleichartigem Vordringen der Sekundärendodermis der Nährstoffstrom durch die Nervenendigungen in das Leitbündel eingeführt, auf dem nächsten Wege durch die Leitbündel zu den benachbarten, sorentragenden Nerven abgeführt.

Die sorenlosen, sterilen Wedel, die sich bezüglich der Ausbildung der Endodermis wie die fertilen Wedel verhalten, und die an jedem Rhizome stets anzutreffen sind, werden die Nährstoffe selbstverständlich — soweit sie dieselben nicht zum eigenen Wachstum gebrauchen — in das Rhizom abführen, um hier eventuell als Reservestoffe abgelagert zu werden. Häufig müssen die sterilen Wedel ja die gesamte Assimilation übernehmen, und die Baustoffe zur Bildung der fertilen Wedel und der Soren werden auf dem Wege durch das Rhizom bis zu jenen Verbrauchsplätzen hingeleitet (*Onoclea sensibilis*, *Struthiopteris germanica*, *S. japonica*, *Osmunda cinnamomea*). Vielfach dienen ja diese sterilen Wedel auch anderen biologischen Leistungen (Nischenblätter).

Ein fernerer Beweis der Funktion der Suberinlamelle, den Durchlaß von Nährstoffen durch die Endodermis zu hemmen, ist der, daß nach eingetretenem völligen Schluß der Leitbündel in den Nervenendigungen sofort auch die Assimilationstätigkeit sistiert ist, weil eine Ableitung der Assimilationsprodukte durch die Leitbündel eben durch die geschlossene Endo-

dermis unmöglich gemacht ist. Das Blattmesophyll ist völlig frei von Stärke — abgesehen von den Spaltöffnungszellen und von etwa durch Verletzungen ausgeschalteten Gewebepartieen der Wedelspreite. An die Stelle der Stärke tritt eine mehr oder weniger große Menge von „Öltropfen“ im Gewebe auf (*Goniophlebium glaucophyllum*). Allmählich bräunt sich dann das Blatt und stirbt ab.

D. Physiologisches.

Es war mir von Herrn Professor A. Meyer auch die Aufgabe gestellt worden, auch auf physiologischem Wege einige Aufschlüsse über diese auf anatomischem Wege gefundenen eigenartigen Verhältnisse im Wedel der Farne zu ermitteln. — Es konnte sich hier zunächst um die Leitung der Stärke und der alkalische Kupfersulfatlösung reduzierenden Zuckerarten handeln.

1. Allgemeines.

Nach verschiedenen Vorversuchen wurden für diese Zwecke die Wedel von *Scolopendrium officinarum* für die geeignetsten befunden. Die Blattspreite von *Scolopendrium* zeigt unter der relativ spaltöffnungsreichen Epidermis der Unterseite ein vielschichtiges, großmaschiges Schwammparenchym, das unter der spaltöffnungsfreien Epidermis der Oberseite wenig engmaschiger wird. Der Bau der mehr der oberen Epidermis zugekehrten, im Blattmesophyll liegenden Leitbündel ist schon Seite 37 näher beschrieben worden. Der Siebteil des kollateralen Leitbündels liegt immer der Unterseite des Wedels zugekehrt und dreht sich nur an den Soren halb nach oben, wie es schon Luerssen (1889) in seiner Abbildung Nr. 26 S. 26 andeutet. Das ganze Parenchym zeigte sich nach normaler, gleicher Belichtung gleichmäßig von Stärke vollgestopft, desgleichen war in allen Zellen eine alkalische Kupfersulfatlösung reduzierende Zuckerart gleichmäßig verteilt. Zur mikroskopischen Sichtbarmachung der Stärke benutzte ich Jodjodkalium und Chloraljod (A. Meyer, 1907, S. 206, 208), während ich mich zum Zuckernachweise der von A. Meyer (1885, S. 332) angegebenen Methode bediente. Nach diesem Verfahren werden zwei bis vier Zellagen dicke Schnitte der zu untersuchenden Pflanzenteile kurze Zeit (zwei Minuten nach Czapek 1897, S. 130) in Kupfersulfatlösung gelegt. Die alsdann mit destilliertem Wasser schnell abgespülten Schnitte werden unter dem Deckglase (Czapek) in einer Lösung von 10,0 Seignettesalz und 10,0 Ätzkali in 10,0 Wasser, bis sich Blasen entwickeln, erhitzt. Nach wenigen Sekunden ist in allen Zellen, die reduzierenden Zucker enthalten, ein Niederschlag von Kupferoxydul entstanden.

Wurden in Entwicklung begriffene Wedel, deren Spreite schon völlig aufgerollt war, und deren im Blattmesophyll lagernde Leitbündel noch durchgehend mit einer Primärendodermis umgeben waren, verdunkelt, so schwand normalerweise der Stärkegehalt zunächst in dem Palisadenparenchym, dann im Schwammparenchym, blieb am längsten außerhalb der Leitbündel in den vor dem Siebteile gelegenen Zellen der die ganze Endodermis umgebenden Parenchymscheide liegen. Zuletzt schwand auch hier die Stärke, und es zeigten vor der völligen Stärkeentleerung des Blattes nur noch die innerhalb der Endodermis im Leitbündel liegenden Parenchymzellen Stärke, während dagegen in der zwischen äußerem Parenchymgewebe und Leitbündelparenchym liegenden Endodermis niemals Stärke nachzuweisen war.

Zur mikroskopischen Sichtbarmachung der Stärke im Wedel benutzte ich die von Sachs stammende sogenannte Jodprobe. Während Sachs aber die Stärke in den durch Kochen in Wasser und darauffolgend in Alkohol vom Chlorophyll befreiten Blätter durch

alkoholische Jodlösung sichtbar machte, und Schimper (1885, S. 739), das von A. Meyer (1883, S. 9, 28, 29; 1885, S. 438) in die mikroskopische Technik eingeführte Chloraljod anwandte, benutzte ich sehr verdünnte Jodjodkaliumlösung. Es wurden zu diesem Zwecke die Wedel während mehrerer Stunden in 92,5 % Alkohol am Rückflußkühler auf dem Wasserbade extrahiert, um dann nach Auswaschen mit Wasser eine an sich immer gleichbleibende Zeit in verdünnter Jodjodkaliumlösung belassen zu werden. Nach kurzem Auswaschen der im Gewebe haftenden Jodjodkaliumlösung durch Spiritus zeigte sich die Verteilung der Stärke im Wedel gegen einen weißen Untergrund unter Wasser betrachtet sehr deutlich.

Bevor ich mich auf Ableitungsversuche der Stärke einließ, überzeugte ich mich über die gleichmäßige Assimilation des gesamten Wedels. Hierbei stellte es sich heraus, daß die Wedelspreiten überall gleichmäßig stark assimilieren können (Taf. I Fig. 25) sowohl an fertilen Assimilationswedeln wie sterilen Wedeln, sobald sie einem gleichen Lichtgenuß ausgesetzt sind, wie mir Versuche zeigten an den Wedeln von: *Aspidium Filix mas*, *A. Lonchitis*, *A. lobatum*, *Adiantum pedatum*, *Onoclea sensibilis* (steril), *Strutiopteris germanica* (steril), *Blechnum spicant* (steril), *Scolopendrium officinarum*, *Polypodium vulgare*, *Osmunda cinnamomea* (steril), ferner an den sterilen Wedeln und sterilen Segmenten der fertilen Wedel von *Osmunda regalis*, *O. gracilis*, *O. Claytoniana*. Auf die durch die dichte Stellung der Wedel am Rhizome verursachte ungleichmäßige Assimilationstätigkeit des Blattmesophylls wurde bei allen Versuchen Rücksicht genommen. Es wurden nur gleichmäßig belichtete Wedel zu Versuchen herangezogen. (Siehe Taf. III Fig. 57, a. aus einem dichten Stock, b. nach gleichmäßiger Belichtung.) Deutlich tritt immer bei allen Wedeln im Vergleich zum übrigen Blattmesophyll die bedeutende Stärkeansammlung in der Nähe der Soren (Taf. I Fig. 25) und an den wachsenden embryonalen Teilen der Wedel auf (Taf. II Fig. 29 c.), wie die Jodprobe durch eine stahlblaue Färbung des betreffenden Wedelteiles anzeigte. Die Nerven erscheinen immer heller als das umgebende Parenchym, was wohl durch die geringe Mächtigkeit des Mesophylls verursacht wird.

2. Versuche an am Rhizome belassenen Wedeln.

Wurden Wedel durch Einlegen in Düten von doppelt gelegtem Stanniol verdunkelt, so war nach wenigen Tagen eine Abnahme der Stärke zu konstatieren. Immer war aber die letzte Stärke an den Soren sowohl bei jüngeren (Taf. III Fig. 58) wie auch älteren Wedeln (Taf. I. Fig. 26) zu beobachten. Nach acht bis zehn Tagen waren die verdunkelten Wedel absolut stärkefrei, während Zucker gleichmäßig im Parenchym verteilt war, und nur in der Gegend der Soren größere Zuckermengen lagerten. Da letzterer gerade an den Soren gefunden wurde, so ist es gerade nicht unwahrscheinlich, daß gerade hier die gesamte Stärke verbraucht wurde.

Um die Abnahme der Stärke schrittweise zu verfolgen, wurden längere Zeit gleichmäßig gut belichtete Wedel (mittags 12 Uhr) partiell durch Aufkleben von doppelt gelegtem Stanniol, wodurch vielleicht auch die Atmung ein wenig vermindert wurde, verdunkelt, nachdem aus den verdunkelten Partien Proben, die sich als sehr stärkereich erwiesen, entnommen waren (Taf. III Fig. 56 a.). Die zu verschiedenen Zeiten am folgenden Tage entnommenen Proben (3/4 9, 1/2 1, [Taf. III Fig. 56 b.] 1/2 4 Uhr [Taf. III Fig. 56 c.]) zeigten, trotzdem das übrige Blatt während dieser Zeit reichlich assimilieren konnte, eine allmähliche Abnahme der Stärke im Parenchym, während das Sorenparenchym, wie ich der Kürze wegen das in der Nähe der Soren liegende Parenchym nennen will, nach wie vor reichlich voll Stärke war. Diese Verhältnisse blieben auch an den folgenden Tagen bestehen, indem das verdunkelte Parenchym allmählich stärkefrei wurde, und nur das Sorenparenchym immer noch Stärke

zeigte. Zu demselben Resultate gelangte ich umgekehrt, indem ich 14 Tage lang verdunkelte Wedel, die nach dieser Zeit absolut stärkefrei (Taf. III Fig. 55 a) waren, wie ich mich durch Vorproben überzeugte, mittags 12 Uhr belichtete und nur einige Partieen durch Überkleben mit Stanniol unbelichtet ließ. Den verdunkelten Stellen entnommene Proben zeigten am folgenden Tage $^3/_4$ 9 Uhr früh im verdunkelten wie unverdunkelten Wedelteile keine Stärke. Am anderen Tage morgens $^3/_4$ 9 Uhr zeigten die Wedelspitze (Taf. III Fig. 55 b) und die Soren an belichteten (Taf. III Fig. 55 c) und unbelichteten (Taf. III Fig. 55 d) Teilen reichlich Stärke, obwohl in der Nacht starker Verbrauch stattgefunden haben mußte. Nach wenigen Tagen war in den belichteten Teilen der Wedel der normale Stärkegehalt vorhanden (Taf. III Fig. 55 e), während in den ständig verdunkelten stets nur unter den Soren Stärke vorhanden war (Taf. III Fig. 55 f).

Wurden am Rhizom belassene Wedel, die durch 14tägige Verdunklung absolut stärkefrei (laut Proben) gemacht worden waren, partiell belichtet und außerdem an der Trennungsstelle zwischen verdunkeltem und belichtetem Teile die Wedelspreite bis zur Rachis eingeschnitten, so zeigte es sich, daß, wenn die verdunkelte im Verhältnis zur belichteten Partie des Wedels größer ist, nur eine verhältnismäßig geringe Zunahme an Stärke in den belichteten Wedelteilen, wie ich durch täglich entnommene Proben feststellen konnte, eintritt, während die verdunkelten Partieen nach $4^1/_2$ Tagen noch absolut stärkefrei blieben. War die belichtete Wedelfläche größer als die verdunkelte bei sonst gleichen Bedingungen, so zeigte die belichtete Fläche eine bedeutend stärkere Stärkeansammlung wie oben, während zugleich in den verdunkelten Blatteilen wieder im Sorenparenchym Stärke auftrat. Die anderen Teile des verdunkelten Wedelteiles zeigten dagegen keine Stärke. Im ersten Falle konnte der relativ geringe, belichtete Teil der Wedel vielleicht nicht genügend assimilieren. Es konnte also nicht zur Aufspeicherung von Stärke kommen, da wahrscheinlich die Assimilationsprodukte sofort an den Ort des Verbrauches abgeführt wurden, wodurch auch die Ablagerung von Stärke sistiert wird. Aus dem zweiten Falle geht aber hervor, daß eine Leitung in den verdunkelten Partien tatsächlich erfolgt ist, und daß die Soren, sobald sie ihre Baustoffe nicht aus dem benachbarten Blattmesophyll erlangen können, ihren Bedarf aus entfernteren Teilen decken können. Es zeigt sich aber ferner noch aus diesem Versuche, daß diese Zuleitung durch die schwächeren Nerven geschieht, da ja das Blattmesophyll an der Trennungsstelle zwischen belichtetem und verdunkeltem Wedelteile bis zur Rachis durchschnitten war.

3. Versuche mit abgeschnittenen Wedeln.

Zu ferneren Versuchen benutzte ich vom Rhizome abgeschnittene Wedel. Zu diesem Zwecke wurden gleichfalls immer gleichmäßig gut belichtete Wedel zur gleichen Zeit, wie die Wedel am Rhizome verdunkelt wurden, dem Rhizome entnommen, so daß nach Möglichkeit dieselben Bedingungen obwalteten. Die sofort in Wasser gestellten Wedel wurden in demselben Raume belassen und gut im feuchten Raume verdunkelt. Proben zeigten, daß junge, noch in starker Entwicklung begriffene Wedel schon nach wenigen Tagen ihre Stärke verloren, wobei wiederum die Soren zuletzt noch Stärke aufwiesen. Nur die Schließzellen der Spaltöffnungsapparate behielten wie immer die Stärke bei. Am 3. Juli 1906 mittags um 12 Uhr verdunkelte Wedel zeigten nach entnommenen Proben am 4. Juli um $^1/_2$ 1, $^1/_2$ 4 Uhr nur eine geringe, um $^1/_2$ 6 Uhr und am 5. Juli um $^3/_4$ 9 Uhr eine stärkere Abnahme des Stärkegehaltes im Parenchym, während die Soren und ihre weitere Umgebung selbst viel Stärke aufwiesen. Das gesamte Blatt zeigte am 6. Juli $^3/_4$ 9 Uhr nur Spuren von Stärke im Parenchym, dagegen einen großen Stärkereichtum an den Soren. Andere Wedel zeigten kaum noch Stärke nach dieser Zeit.

Dieses allmähliche Verschwinden der Stärke in abgeschnittenen, verdunkelten Wedeln wurde ferner noch festgestellt an jüngeren und älteren Wedeln von *Aspidium lobatum*, *A. setosum*, *A. Lonchitis*, *A. Filix mas*, *A. dilatatum*, *Pteridium aquilinum*, *Phegopteris Robertiana*, *Polypodium vulgare*, *Osmunda regalis* (ganz steril und halb steril), *Strutiopteris germanica* (steril), *Osmunda cinnamomea* (steril), *Adiantum pedatum*. Bei *Osmunda* war noch nach acht Tagen zuletzt im Tracheenparenchym Stärke vorhanden. Nach elf Tagen waren alle Blätter entleert, nur *Aspidium setosum* besaß noch Spuren von Stärke.

Wie nun aber die Leitung des näheren geschieht, darüber konnten die physiologischen Versuche keinen Aufschluß geben, da der weitere Verbleib der Kohlehydrate nicht verfolgt werden konnte. Daß aber der Verbrauch der Kohlehydrate besonders an den Soren stattzufinden scheint, geht einerseits aus jenen Versuchen hervor, die zeigten, daß die Stärke im Blattmesophyll nach Verdunklung zuletzt noch im Sorenparenchym vorhanden ist, anderseits aber auch aus der Tatsache, daß in den durch vierzehntägige Verdunklung am Rhizome stärkefrei gemachten Wedeln nach particller Belichtung in wenigen Tagen wieder Stärke im Sorenparenchym der verdunkelten Teile anzutreffen ist, was nur durch die erhöhte Zuckerkonzentration in diesen Zellen geschehen sein kann Die assimilierten Produkte müssen also aller Wahrscheinlichkeit nach, zumal bei obigem Versuche die Wedelspreite an der Trennungsstelle zwischen belichtetem und verdunkeltem Wedelteile bis zur Rachis eingeschnitten war, durch die Nerven gewandert sein, in die sie aber nur durch die noch offenen Endodermen des belichteten Wedelteiles gelangt sein können.

Es entstand nun die Frage, was aus der verschwundenen Stärke in den abgeschnittenen Wedeln geworden sei. Der Verbleib konnte deshalb nicht festgestellt werden, weil eben die Stärke nach und nach ganz gleichmäßig verschwand, ohne daß die Lagerung des jeweiligen Restes über den Weg der Wanderung Aufschluß gab. Bloß konnte man sehen, daß sie vor den Siebteilen verschwand, und diese vielleicht als Ableitungsorgane dienen. Die gesamte Stärke kann entweder veratmet, in Zucker verwandelt oder in andere Stoffe, z. B. Eiweißstoffe, übergeführt worden sein. Gerade das fortgesetzte Erhaltenbleiben der Stärke unter den Soren deutet darauf hin, daß gerade hier in den Sporen der Soren die letzte Umwandlung stattfinden kann. Leider hatte ich nur Zeit, den Verlust an Kohlehydraten quantitativ (siehe folgenden Abschnitt) zu bestimmen.

4. Quantitative Bestimmung des Verlustes an Kohlehydraten in verdunkelten Wedeln.

Da ein weiterer Aufschluß über den Weg der Ableitung nicht ermittelt werden konnte, versuchte ich den Verlust an Kohlehydraten in abgeschnittenen, verdunkelten Wedeln quantitativ festzustellen.

Da auch in dem Wasser, in denen die abgeschnittenen Blätter während der Versuchszeit standen, nachdem es genügend eingedampft war, weder direkt noch nach Inversion etwa vorhandener Polysaccharide alkalische Kupfersulfatlösung reduzierender Zucker nachzuweisen war, so versuchte ich den Zucker- und Stärkegehalt = den Gesamtkohlehydratgehalt vor und nach der Verdunklung festzustellen, zumal auf mikroskopischem Wege keine Vermehrung des Zuckergehaltes nachzuweisen war.

Zu diesem Zwecke wurden an einem gewitterschwülen, bedeckten, schwach sonnigen Tage bei 24° C im Schatten um 1/24 Uhr nachmittags von einem Rhizome von *Scolopendrium officinarum* 28 fertile Wedel entnommen, nachdem ich mich durch Stichproben überzeugt hatte, daß sie sehr reichlich Stärke enthielten.

Die eine Spreitenhälfte dieser Wedel wurde glatt an der Rachis herunter abgeschnitten, gewogen, zerschnitten und sofort in einem Dampftrockenschranke bei 100° getrocknet. Die

zweite Spreitenhälfte samt Spindel wurde in Wasser gestellt und sofort in einem feuchten Raume, der 19° C aufwies, einer absoluten Verdunklung unterzogen. Von der getrockneten, gewogenen, ersten Spreitenhälfte wurde ein aliquoter Teil, nachdem er fein zerrieben war bei 100° bis zum konstanten Gewichte (siehe auch Knoch 1899, S. 47) getrocknet, dann mit destilliertem Wasser quantitativ in einen Kolben von 200 ccm gebracht und mit ca. 150 ccm Wasser nach 10 Minuten langer Erwärmung auf 60° vier Stunden lang bei gewöhnlicher Temperatur unter häufigem Umschütteln extrahiert; alsdann wurde der Kolben mit Wasser bis zur Marke 200 ccm aufgefüllt.

Zuerst wurde in 50 ccm dieser, eventuell neutralisierten, filtrierten Lösung der Gehalt der direkt reduzierenden Zuckerarten nach dem Verfahren von Allihn bestimmt. Die in einer zweiten Menge von 50 ccm nach der Inversion der etwa gelösten Polysaccharide durch Erwärmen mit verdünnter Salzsäure und nachfolgender Neutralisation ausgeführte Analyse auf den Gesamtzuckergehalt zeitigten dieselben Resultate, so daß mit Sicherheit anzunehmen ist, daß keine Polysaccharide vorhanden sind.

Das nach dem Verfahren von Allihn (1880, S. 52) (vergl. auch Lipmann 1895, S. 296; Wein 1888; Schmidt 1901 Bd. II, S. 893; Tollens 1895 Bd. II, S. 105) durch die reduzierende Einwirkung der Glykose aus der Allihnschen Lösung ausgeschiedene Kupferoxydul brachte ich nicht nach Reduktion durch Wasserstoff als metallisches Kupfer, sondern nach Brunner (1872, S. 32), Prager (1894, S. 520), Gaud (1894, S. 234) nach Oxydation im Luftsauerstoff als Oxyd (siehe auch Lipmann 1895, S. 298 und Tollens 1895 Bd. II, S. 105) zur Wägung, nachdem ich mich durch Kontrollversuche versichert hatte, daß bei der einfachen Reduktion des Kupferoxyduls zu Kupfer durch Wasserstoff oder nach der Reduktion des nach obigem Verfahren erzielten Kupferoxyds zu Kupfer dieselben Gewichtsresultate wie bei der Oxydation des Kupferoxyduls zu Kupferoyd nach erfolgter Umrechnung zu Kupfer erzielt wurden.

Zur Ausführung dieser Analysen wurden nach Knoch (1899, S. 47) je 30 ccm einer Kupfersulfatlösung (34,6 $CuSO_4 + 5\ H_2O$ zu 500 ccm Wasser) und der Allihnschen Seignettesalzlösung (183,0 Seignettesalz + 125,0 Kalihydrat zu 500 ccm Wasser) in einem Becherglase zum Sieden erhitzt. Dieser unverdünnten (Knoch 1899, S. 47), siedenden Lösung wurden alsdann die auf den Zuckergehalt zu bestimmenden Flüssigkeiten zugesetzt und dann zwei Minuten im Sieden gehalten. Die Flüssigkeit wurde heiß durch ein Allihnsches Röhrchen vermittelst der Wasserstrahlpumpe filtriert, und das auf dem Asbestfilter zurückgebliebene, ausgeschiedene Kupferoxydul bis zum Schwinden der alkalischen Reaktion mit heißem, destilliertem Wasser, dann mit Alkohol und Äther ausgewaschen. Das im Trockenschranke getrocknete Röhrchen wurde alsdann unter Durchsaugen von Luftsauerstoff über der Gasflamme schwach so lange Zeit erhitzt, bis unter Verglimmen das Kupferoxydul in Kupferoxyd oxydiert war. Das nach vorsichtiger Abkühlung des Röhrchens gewogene Kupferoxyd wurde alsdann in Kupfer umgerechnet. — Die so gefundene Kupfermenge wurde nach den von E. Wein angegebenen Tabellen in Dextrose umgerechnet.

In einem zweiten aliquoten Teile des bis zur Gewichtskonstanz getrockneten Pulvers der Spreitenhälfte wurde der Gesamtgehalt an Kohlehydraten bestimmt. Die in einem 500 ccm fassenden Kolben quantitativ hineingespülte Masse wird mit ca. 100 ccm Wasser übergossen und, nachdem ein Körnchen Weinsäure hinzugefügt ist, dann im Autoklaven vier Stunden bei 133° C = zwei Atmosphären erhitzt. Nach dieser Zeit wird die Stärke gelöst sein. Der Autoklav wird nach Entfernung des Überdrucks bei 90° geöffnet (vergl. Knoch 1899 S. 47; Schmidt 1901 Bd. II, S. 847). Die Lösung wird kochend heiß durch einen mit Asbest verschlossenen Trichter filtriert und mit siedendem Wasser so lange nachgewaschen, bis der Rückstand unter dem Mikroskope mit Jodjodkalium oder Chloraljod keine Stärkereaktion

mehr ergibt. Das auf ca. 200 ccm aufgefüllte Filtrat wird mit 20 ccm einer Salzsäure vom spezifischen Gewichte 1,125 = 25% versetzt und zwei Stunden auf dem Wasserbade erhitzt. Nach dieser Zeit ist alle durch die hohe Temperatur im Autoklaven als lösliche Stärke in Lösung gegangene Stärke in Dextrose invertiert. Die nach dem Abkühlen mit Kalilauge bis zur eben schwach sauren Reaktion versetzte Flüssigkeit wird auf 500 ccm aufgefüllt. — In 50 ccm dieser Lösung wurde der Gesamtgehalt an Kohlehydraten = Zucker + Stärke als Dextrose wie oben bestimmt.

In derselben Art wurden die zweite Hälfte der Spreite und die 28 Spindeln gesondert behandelt, nachdem sie einen bedeutenden Stärkeverlust durch Verdunklung erlitten hatten. Wie durch Kontrollwedel erwiesen wurde, zeigte sich in diesen Spreiten nur noch wenig Stärke im Parenchym, dagegen reichlich in der Nähe der Soren. Die Blätter waren nur vom 23. Juli 1906 1/24 Uhr nachmittags bis zum 27. Juli 10 Uhr morgens = 91 1/2 Stunden verdunkelt worden, damit sie nicht den ganzen Stärkegehalt verloren.

Um auch den verschiedenen Kohlehydratgehalt der Spindeln vor und nach der Verdunklung zu bestimmen, wurden 28 Spindeln morphologisch gleicher Wedel unter denselben Bedingungen aus demselben Stocke in gleicher Weise verarbeitet.

Die Ergebnisse der Versuche waren die folgenden in Prozenten ausgerechnet:

		Feuchtigkeitsgehalt	Trockensubstanz	Direkt reduzierende Kohlehydrate als Dextrose	Gesamtgehalt an Kohlehydraten als Dextrose	Durch Inversion von Stärke gebildete Dextrose	Stärke	Stärke + Dextrose = Gesamtkohlehydrat.
Versuch I.	Die erste Hälfte der Spreiten von 28 stark belichteten Wedeln.	77,26	22,74	4,256	20,35	16,097	14,49	18,746
Versuch II.	Die zweite, 3 1/2 Tage verdunkelte Hälfte der Spreiten derselben 28 Wedel.	80,066	19,935	3,056	13,037	9,981	8,975	12,031
Versuch III.	Die Spindel der 3 1/2 Tage verdunkelten 28 Wedel.	81,9	18,1	5,804	18,34	12,536	11,285	17,089
Versuch IV.	Die Spindel von 28 morphologisch gleichwertigen Wedeln.	81,973	18,027	5,362	17,81	12,448	11,205	16,576

Im folgenden möchte ich zunächst die Berechnungen der Analysen einfügen:

Versuch I. Spreitenhälften von 28 Blättern vor der Verdunklung.

1. 23,3 g Gewicht,
   18,0 g Feuchtigkeit = 77,26%,
   5,3 g Trockensubstanz = 22,74%.
2. Direkt reduzierende Kohlehydrate: angewandt: 2,4506 g.
   In 200 ccm nach Allihn = 0,2544 CuO = 0,20327 Cu = 0,1043 Dextrose = 4,256%.
3. Gesamtgehalt an Kohlehydraten: angewandt: 2,4862 g.
   a) In 500 ccm nach Allihn: 1,244 CuO = 0,994 Cu = 0,506 Dextrose = 20,353% Gesamtkohlehydrat als Dextrose berechnet.
   b) Hiervon ab an vorhandener Dextrose (siehe oben) = 4,256%; bleiben = 16,097% in Dextrose verwandelte Stärke.

c) 16,097 % Dextrose entstehen durch Inversion von 14,49 % Stärke.
1 = 0,16097 Dextrose = 0,308 Cu = 0,1449 Stärke = 14,49 %.
d) Gesamtkohlehydratgehalt = 4,256 % Dextrose = 14,49 % Stärke = 18,746 % Kohlehydrate.

Versuch II. Spreitenhälfte von 28 Wedeln nach der Verdunklung.

1. 24,73 g Gewicht,
19,935 g Feuchtigkeit = 80,066 %.
4,93 g Trockensubstanz = 19,935 %.
2. Direkt reduzierende Kohlehydrate: angewandt: 3,3345 g.
In 200 ccm nach Allihn = 0,2488 CuO = 0,1988 Cu = 0,1019 Dextrose = 3,056 %.
3. Gesamtgehalt an Kohlehydraten: angewandt: 1,3922 g.
a) In 500 ccm nach Allihn: 0,438 CuO = 0,345 Cu = 0,1815 Dextrose = 13,037 % Gesamtkohlehydratgehalt als Dextrose berechnet.
b) Hiervon ab an vorhandener Dextrose (siehe oben) = 3,056 %; bleiben = 9,981 % in Dextrose verwandelte Stärke.
c) 9,981 % Dextrose entstehen durch Inversion von 8,975 % Stärke.
1 = 0,09981 Dextrose = 0,1945 Cu = 0,08975 Stärke = 8,975 %.
d) Gesamtkohlehydratgehalt = 3,056 % + 8,975 % Stärke = 12,031 % Kohlehydrate.

Versuch III. Spindeln von 28 Blättern nach der Verdunklung.

1. 27,35 g Gewicht,
22,4 g Feuchtigkeit = 81,9 %,
4,95 g Trockensubstanz = 18,1 %.
2. Direkt reduzierende Kohlehydrate: angewandt: 2,7478 g.
In 200 ccm nach Allihn = 0,3912 CuO = 0,3126 Cu = 0,15948 Dextrose = 5,804 %.
3. Gesamtgehalt an Kohlehydraten: angewandt: 1,9742 g.
a) In 500 ccm nach Allihn: 0,876 CuO = 0,6999 Cu = 0,358 Dextrose = 18,34 % Gesamtkohlehydratgehalt als Dextrose berechnet.
b) Hiervon ab an vorhandener Dextrose (siehe oben) = 5,804 %; bleiben = 12,536 % in Dextrose verwandelte Stärke.
c) 12,536 % Dextrose entstehen durch Inversion von 11,285 % Stärke.
1 = 0,12536 Dextrose = 0,2427 Cu = 0,11285 Stärke = 11,285 %.
d) Gesamtkohlehydratgehalt = 5,804 % Dextrose + 11,285 % Stärke = 17,089 % Kohlehydrate.

Versuch IV. Spindeln von 28 frischen Blättern.

1. 29,4 g Gewicht,
24,1 g Feuchtigkeit = 81,973 %,
5,3 g Trockensubstanz = 18,027 %.
2. Direkt reduzierende Kohlehydrate: angewandt: 0,89 g.
In 200 ccm nach Allihn = 0,1172 CuO = 0,09364 Cu = 0,0477 Dextrose = 5,362 %.
3. Gesamtgehalt an Kohlehydraten: angewandt: 0,773 g.
a) In 500 ccm nach Allihn: 0,334 CuO = 0,2686 Cu = 0,1383 Dextrose = 17,81 % Gesamtkohlehydratgehalt als Dextrose berechnet.
b) Hiervon ab an vorhandener Dextrose (siehe oben) = 5,362 %; bleiben = 12,448 % in Dextrose verwandelte Stärke.
c) 12,448 % Dextrose enstehen durch Inversion von 11,205 % Stärke.
1 = 0,12448 Dextrose = 0,2411 Cu = 0,11205 Stärke = 11,205 %.
d) Gesamtkohlehydratgehalt = 5,362 % Dextrose + 11,205 % Stärke = 16,576 % Kohlehydrate.

Diese Zahlen zeigen, daß die Spreiten abgeschnittener, verdunkelter Wedel schon nach 3½ Tagen 5,515 % Stärke und 6,715 % Gesamtkohlehydrate — auf Trockensubstanz berechnet — verloren hatten, während der Zuckergehalt ziemlich konstant geblieben war. Die Spindel, in der Stärke abgelagert sein könnte, wenn wir die ganze Spindel als verbindende Leitungsbahn zwischen Rhizom und Wedel ansehen wollten, hat ihren Kohlehydratgehalt nicht verändert.

Es ist nun die Frage zu erörtern, wo diese Kohlehydrate bleiben. Die große Menge der verbrauchten Kohlehydrate kann nicht allein veratmet sein, da die verdunkelten Wedel, solange in ihnen noch Stärke nachzuweisen war, in den embryonalen Teilen (Wedelspitze, Soren) ein deutliches, starkes Wachstum zeigten. Gerade dieses starke Wachstum an der Wedelspitze und den Soren, die sich besonders deutlich weiterentwickelt hatten, und nach denen, wie die Verdunklungsversuche zeigten, ein reger Transport von Kohlehydraten geschieht, läßt vermuten, daß die Kohlehydrate zur Bildung von Eiweißstoffen und Bildung von membranähnlichen Körpern verwertet wurden, wenn sie nicht als Reservestoffe (Eiweißstoffe) in den Wedeln niedergeschlagen wurden. Eine Steigerung des Eiweißgehaltes in verdunkelten Blättern stellte zuerst A. Meyer (1885, S. 423, 472, 483) an den Blättern von *Allium porrum* fest. A. Meyer fand, daß (S. 423) Blätter einmal nach 63stündiger Verdunklung 0,371% gerinnende Eiweißstoffe enthielten, ein anderes Mal dagegen schon nach 72stündiger Verdunklung 0,417%. Ein Verbrauch der Kohlehydrate zum Aufbau von Eiweißstoffen im Dunkeln ist schon von Hansteen (1899, S. 431, 476, 483) beobachtet worden. Zaleski (1897, S. 536) stellte an abgeschnittenen verdunkelten Blättern von *Helianthus* fest, daß sie auf nitrat- und zuckerhaltigen Nährlösungen schwimmend ihren Eiweißgehalt namhaft vermehrten. Näheres hierüber siehe Jost (1904, S. 161 ff.), Pfeffer (1897 I) und Czapek (1905 II, S. 204). In vorliegenden Versuchen war allerdings keine Nährlösung genommen, doch können die zur Eiweißbildung außer den Kohlehydraten nötigen Elemente, abgesehen von der allerdings sehr schwachen Stickstoffgewinnung durch Ammoniakassimilation (Schlössing 1874), auf Kosten von anderen Substanzen wie vielleicht Amidokörpern gewonnen worden sein (Jost 1904, S. 175). Zaleski (1902, S. 331) stellte z. B. fest, daß in ruhenden und austreibenden Zwiebeln, Knollen und Wurzeln auch im Dunkeln eine Eiweißbildung stattfinden kann ohne eine Stickstoffaufnahme von außen.

III. Ersatz des Korkes bei den Filicinen.

Bei den Farnen können wir von typisch ausgebildeten Korkzellen, wie sie Herr Professor A. Meyer (1898, S. 29; 1907, S. 51) definiert (siehe auch H. Müller 1906, S. 65), nicht sprechen. Auch die für die Monokotyledonen typischen, physiologische Scheiden bildende Interkutiszellen (H. Müller, 1906, S. 65; A. Meyer, 1907, S. 51) scheinen den Farnachsen ebenfalls zu fehlen, wie es Rumpf (1904, S. 15) auch schon für die Farnwurzeln nachgewiesen hat. Dagegen scheinen die metakutisierten Zellen, die von H. Müller (1906, S. 65) für die Monokotyledonen näher beschrieben sind, weiter bei den Farnen verbreitet zu sein, als bisher angenommen wurde.

A. Die bisher bekannten Tatsachen.

In der Literatur finden sich eine Menge Angaben über Kork und ähnliche dem Schutz dienende, die Epidermis oder das Epiblem ersetzende Gewebe oder Gewebeschichten der Filicinen von verschiedenem Werte vor. Die Forscher, die ihrer erwähnen, haben meist jene braun gefärbten Gewebe, die man fast bei jeder den inneren Bau der Filicinen berührenden Arbeit erwähnt findet, und auf die ich noch näher Kapitel III C. 2 a eingehen will, für Kork angesehen. Die meist unsicher und oft widersprechend gegebenen Bemerkungen hierüber beziehen sich fast alle auf die eusporangiaten Filicinen. Bei der Zusammenstellung der Literaturangaben, die ich nach Möglichkeit nach der Zeit der Veröffent-

lichung anführe, möchte ich zunächst die über Kork und korkähnliche Gewebe, die als Ersatz des Epiblems oder der Epidermis dienen, besprechen, um dann die Angaben über den innerhalb von Lentizellen oder Staubgrübchen entstehenden Kork anzufügen.

1. Korkbildung an Wurzel, Stamm und Wedel.

Die erste Erwähnung von Kork bei den Farnen fand ich bei van Tieghem (1870, S. 70), der bei Wurzeln von *Angiopteris evecta* eine braune, korkartige Schicht fand — couche subéreux brunâtre —, zu denen sich die äußeren Zellen unter dem Epiblem ausbilden sollten. Russow erwähnt (1873, S. 121) die Bildung einer „Korkschicht" an den Rhizomen von Ophioglossaceen, „die durch centrifugale Teilung der Korkmutterzellen wächst", denen er (S. 193) für die Marattiaceen noch ein „Korkgewebe, oder wenigstens ein dem Kork ähnliches Gewebe" anschließt. Holle (1875, S. 249) spricht nur von einer Art Korkbildung bei *Botrychium* und verneint das Vorkommen einer als Phellogen fungierenden bestimmten Zellschicht bei den Ophioglossaceen. Nach Holle treten einzelne Zellen oder Zellgruppen von Parenchymzellen in tangentiale Teilung hinter den äußersten, schon abgestorbenen Zellen der Stammoberfläche. Allmählich werden sie von dem fortschreitenden Degenerationsprozesse ergriffen, bräunen sich ebenso wie die ungeteilt zur Oberfläche gelangten Parenchymzellen und färben sich mit Anilintinktur dem Kork entsprechend braunviolett. Eine ähnliche „Korkbildung" sah Holle an den Schnittwunden der Blattstipeln von *Marattia* (S. 316). Gleichzeitig erwähnt Holle ein schon vor dem Blattabwurfe entstehendes, verkorktes Trennungsmeristem, das Hugo von Mohl (1860, S. 9) ausdrücklich an den Trennungsflächen zwischen Blatt und Blattkissen bei den Filicinen verneint, Raciborski (1902, S. 49) aber für die Marattiaceen im Sinne von Holle wiederum erwähnt = „eine die Trennung bewirkende korkähnliche Trennungsschicht (Pseudophelloid Hannigs)". De Bary erwähnt (1877, S. 114) die Angabe Russows für die Ophioglossaceen, Goebel (1882, S. 278) die Angaben Russows und Holles. Van Tieghem (1883, S. 170) bespricht ein normales Korkbildungsgewebe im Stamme und Wurzel von *Helminthostachys Zeylanica*, in der Wurzel von *Botrychium matricariaefolium*, im Stamme, Wurzel und Blatt von *Botrychium rutaceum*, *B. virginicum*, *B. ternatum*, *B. daucifolium*, *B. Lunaria* und in der Wurzel und dem Blatt von *Angiopteris* und *Marattia*. Dieses Korkbildungsgewebe, von van Tieghem für *Botrychium* und *Helminthostachys* auch in der Traité de Botanique (1891 S. 1393) aufgenommen, schneidet plattenweise ganze Gewebepartien — il s'exfolie de la sorte un rhytidome écailleux — bei *Botrychium* und *Helminthostachys* ab und kann sogar in der Achse von *Botrychium ternatum* bis zum sogenannten Pericykel vordringend die Endodermis mit abschneiden. In demselben Jahre erwähnt Prantl (1883, S. 159) Kork an dem Rhizome von *Helminthostachys Zeylanica*, ohne denselben näher zu beschreiben. Die Angaben von Straßburger (Praktikum 1884, S. 192 und 1887, S. 179; in den neueren Auflagen sind diese Kapitel fortgelassen), von Tschirch (1889, S. 276) stützen sich auf die Angaben von Russow, van Tieghem und Holle. Olivier (1880 S. 61) führt eine Verkorkung der Wurzelspitze von *Angiopteris evecta* an. Kühn (1889) bestreitet das Vorkommen von Kork am Stamme der Marattiaceen: *Kaulfussia aesculifolia* (S. 465), *Marattia fraxinea* (S. 478), Poirault (1893) die Angaben van Tieghems für die Wurzeln von Ophioglossaceen (S. 125) und Marattiaceen (S. 134) und Rumpf (1904, S. 17) speziell für *Angiopteris evecta*. Beide stellen fest, daß es sich nur um jenen durch Eau de Javelle leicht zu entfernenden, braunen Farbstoff handelt, der die einheitlich gebaute Zellmembran infiltriert. Giesenhagen (1890, S. 437) gelang es nicht, eine Bräunung der Membranen bei Blättern von Hymenophyllaceen als eine „Verkorkung" festzustellen; doch hält er die Verkorkung als wahrscheinlich. Keller (1890, S. 307) spricht von einer Verkorkung der Haarstielzellen „ohne

phellogenen Charakter" bei *Lomaria gibba*, während nach Abwurf des Haares das Rudiment eine stärkere Verkorkung erhalten soll. Die von Karsten (1895, S. 174) erwähnte „leichte Verkorkung" der Wände der Wurzelhaare, die als eine Modifikation verkorkter Wände „eine Mittelstufe zwischen Kork und Zellulose darstellen", wurde schon von Rumpf (1904, S. 8) widerlegt; außerdem führt Karsten, ohne Reaktionen anzugeben, eine Verkorkung der Spreuschuppen der Rhizome von *Polypodium sinuosum* an (S. 180) und erwähnt noch bei *Polypodium* (*Thymatodes*) *imbricatum* (S. 170) eine auf Oberseite und Unterseite des Rhizoms unter einer zwei- bis dreischichtigen kutikularisierten Epidermis liegende drei- bis fünfschichtige Lage „anscheinend verkorkter Zellen". Straßburger (1897, S. 249) führt ein gebräuntes und kutinisiertes, parenchymatisches Gewebe unter der Epidermis des Rhizoms von *Pteridium aquilinum* an. Farmer und Freemann (1899, S. 441) erwähnen wiederum Korkbildung an den äußeren, verdickten, braunen Rindenparenchymzellen der Wurzeln (S. 441) von *Helminthostachys Zeylanica* und einer Art Korkbildung an den Blattnarben des Rhizoms (S. 428 bis 429), Christ und Giesenhagen (1899, S. 84) eine Korkschicht an den Rhizomknöllchen vor *Hymenophyllum Ulei*. Campbell (1895 S. 243; 1905 S. 245, 263) stützt seine Angaben auf Holle; Sadebeck im Engler-Prantl, der nochmals die verdickten, braunen oder fast schwarzen Zellwände mit der Beschaffenheit verkorkter Membranen bei den Spreuhaaren (1902, S. 60) erwähnt, desgleichen auf die vorhergehenden Autoren. Brebner (1902, S. 535) erwähnt ein Wundperiderm bei den Marattiaceen; Chandler (1905, S. 365) findet Wundperiderm an Rhizomen von *Polypodium aureum* und stützt sich sonst auf de Bary, Holle und Brebner. Sperlich (1906, S. 467) beschreibt einen das zentrale Gefäßbündel umgebenden Korkring bei den Stolonen von *Nephrolepis*. Nach Straßburger (1902, S. 119) dagegen trocknen bei den Kryptogamen die Wundflächen aus, und die trocknen und gebräunten äußeren Zellen schützen dann das tiefer gelegene Gewebe.

2. Korkbildung an den Lentizellen.

Bei der Beschreibung von Lentizellen der Gefäßkryptogamen erwähnt zuerst Costerus (1875, S. 392) ein Periderm und Phellogen, die sich innerhalb der Lentizellen der Marattiaceen bilden. Müller, O. L. (1877, S. 35) spricht nur von einer Bräunung der „Füllzellen" und der „Verjüngungsschichten" Meristem bei den Lentizellen der Marattiaceen und der Füllzellen bei den Lentizellen der Cyatheaceen. Potonié (1881, S. 308; 1881, S. 60) verneint das Vorkommen eines Phelloderms in den Lentizellen der Marattiaceen. Nach ihm — von van Tieghem (1883, S. 170) aufgenommen — bräunen und verkorken die Spaltöffnungen nebst den benachbarten Epidermiszellen und das Phellogen; es bilden sich keine Füllzellen; das unter der Epidermis gelegene Parenchym wird zum Phellogen; die Membranen sind kutikularisiert und widerstehen Schwefelsäure. Thomae (1886, S. 108) erwähnt ein Meristem in den Lentizellen der Marattiaceen, das er fälschlich als Phellogen bezeichnet, dessen Tätigkeit nur in der Sprengung der Epidermis besteht und dann erlischt. Später erst verkorken die Epidermiszellen und ein Teil der „Phellogenzellen" und färben sich tiefbraun, während diese Verkorkung bei den Cyatheaceen ohne Phellogenbildung nach dem Aufreißen der Epidermis vor sich geht. Kühn (1889, S. 159) bestreitet das Vorkommen von Kork am Stamme der Marattiaceen; auch Hannig (1898, S. 23) findet keinen Kork, wohl aber eine dem Korke ähnliche Substanz, die er Pseudophelloid benennt.

B. Kurze Zusammenfassung der Resultate der eigenen Untersuchungen.

Als Resultat meiner im folgenden Kapitel näher beschriebenen Untersuchungen ergab es sich, daß den Farnen echter Kork völlig zu fehlen scheint. Dieses würde daher bedeuten,

daß die Filicinen auf einer niedrigeren Stufe in der phyllogenetischen Entwicklung zurück geblieben sind und gleichsam als ältere Vertreter des Pflanzenreiches es noch nicht zur Ausbildung echten Korkes gebracht haben. Der mannigfaltige Ersatz des Korkes, namentlich die Ausbildung einer Metakutis zeigt aber, daß sie in dieser Beziehung bedeutend höher entwickelt sind als die von Mager 1907) untersuchten Pteridophyten.

Bei den Filicinen sehen wir es zu einer recht mannigfaltigen Ausbildung kommen, den fehlenden Kork zu ersetzen. Abgesehen von einer ungeheuren, weitgehenden Imprägnation durch geeignete, die Zerstörung hindernde Stoffe (Metadermbildung), die ja auch bei anderen Pflanzenfamilien anzutreffen ist, sehen wir als einfachsten Schutz eine einseitige Auflagerung von Kohlehydratlamellen, und zwar bei den ältesten Vertretern, den eusporangiaten Ophioglossaceen, eintreten. Diesem einfachsten Schutz schließt sich eine Verstopfung der Zellen durch Suberinmassen an, die, noch unregelmäßig einseitig oder allseitig aufgelagert, nur nach Möglichkeit einen Schluß der Wunden bezweckt. Vollkommener wird dieser Schluß durch eine gleichmäßige, allseitige Auflagerung von Suberinlamellen, die den Suberinlamellen des Phellogens völlig gleichen.

Hand in Hand hiermit geht die Bildung eigenartiger Meristeme, deren Produkte entweder nur einen kräftigeren Schutz bilden, oder die ähnlich wie das Phellogen die äußeren Gewebepartien abstoßen sollen. Die Produkte dieser Meristeme sind entweder auch hier nur infiltriert (Metadermagene), oder sie werden auch durch Auflagerung dicker oder dünner Suberinlamellen metakutisiert, wodurch dann täuschend ein Phellogen nachgebildet wird. Diese den Kork ersetzenden metakutisierten Schichten sind gleichfalls durch wahrscheinlich die Zerstörung mehr oder weniger hindernde Stoffe imprägniert.

C. Eigene Untersuchungen.

1. Kutikula und Kutinisierung der Epidermis.

Eine Kutikula kommt nach meinen Untersuchungen den Farnwedeln immer zu; an den Rhizomen ist sie entweder zeitlebens vorhanden, oder sie wird sehr bald hinter dem Vegetationspunkte abgeworfen, z. B. *Polypodium vulgare* und die meisten kurzrhizomigen Arten, um durch Gewebe, die die Kutikula physiologisch vertreten, ersetzt zu werden. Die Kutikula ist sehr zart bei vielen äußerst feucht lebenden Filicinen, so bei den Hymenophyllaceen (siehe auch Giesenhagen 1890, S. 432). Hier wird sie, wie ich gefunden habe, in sehr interessanter Weise ähnlich wie bei *Psilotum* (Mager 1907, S. 46) häufig namentlich bei den wurzellosen Arten durch sich ausstülpende, als Wurzelhaare funktionierende Epidermiszellen durchbrochen. Die Kutikula wird hierbei zunächst stark gedehnt und schließlich zerrissen. Die Rudimente hängen noch häufig an den Seitenwänden dieser sich von der Epidermis durch eine Querwand abkammernden Haare an, z. B. bei *Trichomanes radicans*. Diese Haare sind scharf von den häufig keulenförmig angeschwollenen, völlig von einer Kutikula überzogenen, normalen Haaren zu trennen. Goebel (1898, S. 466), der die Durchbrechung der Kutikula nicht kannte, hält sie für „Haftorgane“ und nennt diese schlanken Haare „Haarwurzeln“. Die Wasseraufnahme geschieht nach ihm durch die einschichtigen Blätter (*Trichomanes Goebelianum, T. Hildebrandtii*); bei manchen Arten (*Trichomanes membranaceum*) sind als Wurzel funktionierende blattlose Sprosse vorhanden. Da diese Haare aber besonders reich an diesen Organen zu finden sind, so ist es wahrscheinlich, da ihnen die Kutikula fehlt, daß sie die Funktion der Wurzelhaare übernehmen, daher das Bodenwasser mit den darin gelösten Nährstoffen aufnehmen. Wir finden also auch hier, da diese Haare sowohl an Rhizomen wie auch Blättern (*Trichomanes Hildebrandtii* — Giesenhagen

1890, S. 445) vorkommen, Übergangsformen zwischen Epidermis- und Epiblemzellen. Auch anderen Arten kommt eine zarte Kutikula zu, so nach Benze den Blättern von *Chrysodium crinitum* (1887, S. 13). Bei trockene Standorte bevorzugenden Spezies kann die Kutikula anderseits stark verdickt sein, wie nach Karsten (1895, S. 143) bei *Teratophyllum aculeatum var. inermis*, oder sie wird wie bei *Polypodium (Phymatodes) imbricatum* nach Karsten (S. 170) durch „eine aus säulenförmigen, nebeneinander gelagerten Bestandteilen zusammengesetzte, dicke, weiße Schicht" verstärkt. Für diese „mit einer Wachsschicht gewisse Ähnlichkeit" bietende Schicht führt Karsten als Eigenschaften an: unlöslich in 96%igem Alkohol, in konzentrierter Schwefelsäure und Salzsäure; bei Erwärmen nicht schmelzend, frei von Kieselsäure, die größte Ähnlichkeit mit Chitin.

Häufig ist die Funktion der Kutikula durch Einlagerung von Kutin in die mehr oder weniger stark verdickte, einschichtige, meist sich deutlich von den übrigen Geweben, selten von den hypodermalen Schichten schwer zu unterscheidende Epidermis verstärkt. Diese Kutinisierung erstreckt sich häufig unregelmäßig, fransenförmig (*Polypodium pustulatum* Taf. II Fig. 31; *Davallia recurva* Taf. II Fig. 32) teils nur auf die äußerste der Kutikula benachbarte Schicht der äußeren Tangentialwand der Epidermis (*Polypodium pustulatum* [Rhizom Taf. II Fig. 31], *Davallia bullata* [Rhizom], *Gleichenia flabellata* [Wedel]), teils tritt sie schwach auf die Radialwände der Epidermis (*Oleandra articulata* [Rhizom]) über, teils aber erstreckt sie sich keilförmig über die Radialwände der Epidermis hinaus und füllt unabhängig hiervon die Zwickel zwischen Epidermis und benachbarten Parenchymzellen aus (*Davallia recurva* Taf. II Fig. 32). Sie gibt die von Krömer angegebenen Reaktionen der kutinisierten Membranen. Sie färbt sich nämlich mit Sudan III, Scharlachrot rot, mit Chlorzinkjod gelb, ist widerstandsfähig gegen wäßrige und alkoholische Kalilauge, gegen Chromsäure und Schwefelsäure und ist beim Erhitzen in Sudan-Glycerin nicht ausschmelzbar. Häufig ist diese kutikularisierte Schicht durch Vagin (siehe Kap. III C. 2 a) braun infiltriert. Die Kutikula verseift sich dagegen stets mit Kalilauge. Russow (1873, S. 84) erwähnt allgemein eine Kutikularisation der Epidermiswände der Wedel. Die von Müller, O. L. (1877, S. 35) angegebene Kutikularisation der Epidermiszellen des Blattstieles von *Angiopteris evecta* und der Lenticellenzellen der von Potonié (1881, S. 308) untersuchten Marattiaceen konnte ich nicht bestätigen, während ich die von Karsten (1895, S. 170) angegebene Kutikularisation der Epidermis des Rhizoms von *Polypodium* (*Phymatodes*) *imbricatum* nicht nachuntersuchen konnte. Eine Kutinisierung an irgendeinem anderen Gewebe konnte ich niemals beobachten, entgegen von Straßburger (1897, S. 249), der ein kutinisiertes, parenchymatisches Gewebe unter der Epidermis des Rhizoms von *Pteridium aquilinum* angibt. Es handelt sich in diesen Fällen wohl nur um eine braune Infiltration der Zellmembran.

2. Sekundäre physiologische Abschlüsse nach Verlust der Kutikula.

a) Metadermisierung. — Der einfachste und am häufigsten vorkommende Ersatz der Kutikula scheint durch Infiltration der äußersten, der Peripherie des Achsenteils zu liegenden Zellagen durch jene braunen Farbstoffe, die auch mit Kutikula bedeckte Achsenteile infiltrieren können, zu geschehen, und über deren chemische Natur wir nichts Genaueres wissen. Walter (1890, S. 15) rechnet diese Farbstoffe zu den Phlobaphenen. Die Phlobaphene bilden nach Kügler (1884, S. 45) wahrscheinlich die Ursubstanz, aus welcher die huminähnlichen Körper hervorgehen, welche man bei Behandlung des mit weingeistigem Kali erschöpften Korkes mit Wasser erhält. Walter (1890, S. 16) versuchte die chemischen Eigenschaften dieser braunen Farbstoffe näher zu charakterisieren. Walters Verfahren will ich im folgenden kurz nochmals anführen. Als Material wurden die braunwandigen, unverholzten

„Platten“ und glänzend schwarzbraune „Sklerenchymrinde“ des Stammes von *Pteridium aquilinum* benutzt. Diese wurden nach geeigneter Vorbehandlung mehrere Male mit Ätznatronhaltigem Wasser extrahiert. Es wurde aber hierdurch nur ein Teil der Farbstoffe gewonnen (S. 17); das Material war weder entfärbt noch erschöpft. Diese dunkelbraunen, filtrierten, mit Salzsäure neutralisierten Auszüge wurden mit Ammoniak und Chlorcalcium gefällt. Der mit Alkohol gewaschene, braune, amorphe, aus Kalksalzen bestehende Niederschlag wurde mit der zehnfachen Menge Kali bei 235°—240° geschmolzen; dann wurde die von der atmosphärischen Luft durch einen Wasserstoffstrom abgeschlossene Schmelze nach dem Erkalten mit einer berechneten Menge verdünnter Schwefelsäure übersättigt. Die filtrierte saure Lösung wurde mit Äther ausgeschüttelt, der Äther verdunstet, der im Wasser gelöste Rückstand mit Soda neutralisiert und nochmals mit Äther ausgeschüttelt. Der Rückstand, der nach dem Verdunsten des Äthers blieb, gab in Wasser gelöst die Reaktionen von Brenzcatechin. Die wäßrige, mit Ammoniak und Chlorcalcium reichlich Calciumoxalat gebende, neutrale Flüssigkeit wurde nach Ansäuren mit Essigsäure gleichfalls mit Äther ausgeschüttelt. Der Rückstand, der nach dem Verdunsten des Äthers blieb, gab in Wasser gelöst die Reaktionen der Protocatechusäure. Die nach der Übersättigung der Schmelze durch Schwefelsäure abgeschiedenen, braunen Substanzen waren in Natriumhydroxyd nicht vollständig löslich. Die in gleicher Weise wie oben im Ölbade auf 260° erhitzten braunen Substanzen enthielten weder Brenzcatechin noch Protocatechusäure, dagegen in geringer Menge Oxalsäure. Der Rückstand war in Natronlauge löslich und durch Säuren wieder völlig ausfällbar. Er war frei von Stickstoff nach der Lassaigneschen Probe. Walter stellt diesen braunen Stoff zur Hymatomelansäure und rechnet ihn zu den Phlobaphenen (S. 18). Genaueres ist hiermit nicht erwiesen, da Walter nur eine teilweise Extraktion des Farbstoffes durch Ätznatron gelang. Sicheres über die Natur des Vagins ist durch diese Untersuchung nicht zutage gefördert. Poirault erwähnt (1893, S. 127) die Angaben Walters und speziell die chemischen Eigenschaften dieses Stoffes für die Wurzelhaare der Farne und Equiseten (S. 117) = (due à l'imprégnation des membranes par une substance désignée sous le nom très impropre d'acide filicitannique). Karsten (1895, S. 174) gibt die Resultate der Einwirkungen von Reagenzien auf diese braunen Membranen an.

Im folgenden möchte ich nochmals das Verhalten dieser braunen Farbstoffe Reagenzien gegenüber anführen, wie es schon von Rumpf (1904, S. 8) zusammengestellt wurde und von mir stets bestätigt werden konnte. 1. Schwefelsäure wirkt auch nach tagelanger Behandlung nicht auf die braunen Membranen ein. 2. Chromsäure greift die braunen Membranen an und löst sie nach einiger Zeit. 3. Eau de Javelle löst den braunen, häufig fast schwarzen Farbstoff meist schon nach kurzer Einwirkung heraus. Die Membranen zeigen dann nach Fortnahme der infiltrierenden Stoffe durch Eau de Javelle mit Chlorzinkjod die Reaktion der Kohlehydratlamellen oder eventuell mit Phloroglucin-Salzsäure die des Lignins. 4. Alkoholische oder wässrige Kalilauge, auch im erhitzten Zustande, verändern die braunen Farbstoffe in den Membranen nicht. Es treten keine Seifenmassen aus. 5. Eisenchlorid verursacht bei den Farnen wie bei den Moosen eine Schwärzung der Vagin enthaltenden Membranen. — Ein eigenartiges Verhalten dieser braunen Membranen zeigte sich bei der Behandlung von Schnitten mit alkoholischer 20% Kalilauge und nachfolgender Einwirkung von Eau de Javelle nach gutem Auswaschen mit heißem Wasser. Der durch die Kalilauge nicht herausgelaugte Farbstoff hatte sich nach der Einwirkung von Eau de Javelle in hellgelblichen Tropfen von teilweise kristallinischer Struktur auf der Membran und in den Zellen ausgeschieden.

Dieser eigenartige die Zellmembranen der Farne so häufig imprägnierende Stoff ist für die Farne typisch, ähnlich wie das von Czapek (1899, S. 362) angegebene Sphagnol für die Moosmembranen. Herr Professor A. Meyer will ihn der Kürze halber, da über seine

chemischen Eigenschaften wenig bekannt ist, und er besonders in den scheidenbildenden Zellen auftritt, Vagin nennen. Wir können diese Infiltration der Farnmembranen durch Vagin mit jener Metadermisierung vergleichen und ihr an die Seite stellen, die zuerst von A. Meyer (1882, S. 95) für Helleborusarten angegeben wurden (siehe ferner die Literatur bei Kroemer 1903, S. 79). Wahrscheinlich bildet diese Infiltration durch Vagin denselben Schutz wie die Metadermbildung. Thomae (1886, S. 104) stellt die Gelbfärbung der Membranen in einen nahen Zusammenhang mit der Verholzung, einer Ansicht, der sich auch Linsbauer (1899, S. 321) anschließt; Walter dagegen (1890, S. 15) sieht darin direkt einen Ersatz für den bei den Farnen fehlenden Kork.

Wir finden diese Infiltration mit Vagin auch in gesunden, lebenden Teilen der Farnachse vor. Bei Verwundungen scheint das Vagin direkt als Schutzstoff aufzutreten. Die Metadermisierung durch Vagin erstreckt sich dann auf alle anderen zum Schutze dienenden, sekundär ausgebildeten Membranen und kann dann nur die äußersten Zellagen umfassen oder häufig tief in das innere Gewebe übergreifen. Häufig kollabieren die äußeren Zellagen mehr und mehr und die Infiltration schreitet langsam nach innen fort. Diese Metadermisierung finden wir bei den Rhizomen der meisten kurzrhizomigen Farne (z. B. *Asplenium Ceterach*, *Cystopteris fragilis*, *C. bulbifera*, *Nephrolepis tuberosa*, *Aspidium Filix mas*, *Nothochlaena Marantae*, *Strutiopteris germanica*, *Osmunda regalis*, *O. cinnamomea* usw.) und vielen in und auf der Erde langhinkriechenden Rhizomen (*Polypodium vulgare*), die frühzeitig ihre Kutikula verlieren. Es ist wohl an den absterbenden Rhizomteilen eine Verstopfung durch reichlich abgelagerte braun infiltrierte Öl- oder Fettmassen vorhanden, die namentlich in den Gefäßen sehr stark ist, doch tritt nie eine Metakutisierung bei diesen Arten ein. Häufig legen sich derartige Öl- oder Fettmassen lamellenartig den Zellwänden an und täuschen dann eine Metakutis vor, z. B. bei verletzten Epidermiszellen von *Botrychium Lunaria*, an Wunden einiger Hymenophyllaceen, in den von Keller (1890, S. 307) erwähnten Spreuhaarstielen von *Lomaria gibba* usw. — Unter Umständen werden diese durch Vagin infiltrierten Zellen der Wundstellen noch durch Auflagerung von mit Vagin infiltrierten Lamellen, die nach Entfernung des Vagins durch Eau de Javelle durch Chlorzinkjod gebläut werden, verstärkt und in ihrer Funktion unterstützt. So treten bei den Wundstellen des Epiblems der Wurzeln von *Botrychium lanuginosum* an den jeweilig den Wunden zugekehrten Wänden der zur Oberfläche der Wurzeln gelangenden Zellen einseitig dicke Membranauflagerungen auf. Ähnlich können bei *Ophioglossum pendulum var. falcatum* derartige einseitige Membranauflagerungen ganze, tote Gewebepartien abschneiden.

b) Ersatz der Kutikula durch ein Metadermagen. — Neben dieser Art des Kutikulaersatzes durch Einlagerung von Vagin in die fertigen Zellen finden wir namentlich bei den Ophioglossaceen und Marattiaceen eine weitere Ausbildung des Schutzgewebes, welches ich auf Vorschlag des Herrn Professor A. Meyer Metadermagen bezeichnen will.

Kurz vor der Abstoßung der Kutikula treten Zellen der Epidermis (*Ophioglossum*) oder der darunter liegenden Parenchymschichten unter Streckung der Zellen in Teilung ein, indem tangentiale zarte Wände angelegt werden. Die Teilung kann immer tiefer liegende Zellen ergreifen, je nach dem Absterben und Kollabieren der äußeren Zellschichten. Wie schon Holle (1875, S. 249) fand, und ich bestätigen konnte, ist die Teilung bei *Botrychium Lunaria* und *B. matricariaefolium* lebhafter als bei *Ophioglossum vulgatum*. Bei letzterer Art werden nur wenigere Teilwände als bei *Botrychium* angelegt. In diesen Folgemeristemen konnte ich aber nur in wenigen Fällen entgegen von Holle und van Tieghem (1883, S. 170) eine Metakutisierung („Verkorkung" Holles) nach Entfernung des Vagins durch Eau de Javelle und Färbung mit Anilintinktur (Holle) oder sonstigen Korkfarbstoffen auffinden.

Das Vagin ging aus den Zellmembranen — als Beispiel wählte ich *Botrychium Lunaria* — fast momentan (½ Minute) durch Eau de Javelle heraus, was unter dem Deckglase gut zu beobachten ist. Die Wände behielten vor und nach der Behandlung mit Javellescher Lauge dieselbe Dicke, gaben nach Entnahme des Vagins mit Chlorzinkjod eine reine Blaufärbung und ließen sich völlig durch Chromsäure zerstören. Die Infiltration der Membranen durch Vagin bei den Ophioglossaceen umfaßte außer den sämtlichen Zellen der Blattreste und der etwa anliegenden, toten, kollabierten Zellen nur immer die äußerste Tangentialwand der äußersten, peripheren Zellen; selten griff die Infiltration auf die Radialwände über.

Wir haben es hier also mit Meristemen zu tun, die analog dem echten Phellogen ein sekundäres Gewebe erzeugen, das wahrscheinlich irgend eine Schutzvorrichtung darstellt. Während beim echten Phellogen dagegen distinkte Zellschichten in meristematischen Zustand übergehen und sofort Korkzellen nach außen anlegen, so treten hier einzelne Zellen oder Zellgruppen (Taf. II Fig. 33, 34) in den meristematischen Zustand ein. Auch sie liegen lückenlos aneinander wie die echten Korkzellen und bilden sich zum Schutzgewebe aus, indem die äußeren Zellwände, wenn sie die Oberfläche der Pflanzen erreichen, nachträglich mit Vagin infiltriert werden, ohne indes eine Suberinlamelle aufzulagern. Jede Zelle teilt sich nur in beschränktem Maße, da immer tiefergelegene Zellen neu in die Teilung eintreten. Wie gesagt, wollen wir dieses Meristem Metadermagen bezeichnen.

Dieses Metadermagen findet sich bei den Ophioglossaceen sowohl am ganzen Umfange (*Botrychium Lunaria, B. matricariaefolium*), wie auch an einzelnen Partien der Rhizome und dient wohl auch mit zur Abstoßung der Blattreste, nicht aber als Trennungsmeristem zwischen Blatt und Rhizom. Ein derartiges Metadermagen fand sich außer bei den Stipeln von *Angiopteris evecta* bei vielen Ophioglossaceen, von denen mir teils Spiritusmaterial, teils Herbarmaterial zur Verfügung stand. Das Herbarmaterial von Ophioglossaceen eignet sich vorzüglich, wie schon Straßburger (1884, S. 192; 1887, S. 178) angibt, nach Aufweichen in Wasser und nachfolgendem Härten in Alkohol zu diesen Untersuchungen. Bei den Ophioglossaceen konnte ich ein Metadermagen feststellen in den Rhizomen von *Botrychium*[1]) *Lunaria*, *B. matricariaefolium* (H[2].), *B. Virginianum* (H.), *Ophioglossum vulgatum*, *O. reticulatum*, *O. lusitanicum* (H.) und an Wundstellen der Wedelstiele von *Botrychium ternatum*. Jedoch konnte ich weder am Rhizome noch an der Wurzel bei obigen Arten — mit Ausnahme von

[1]) Anmerkung. Da man über die Abgrenzung der Arten von *Botrychium* auf viele Widersprüche in der Literatur stößt, will ich kurz die Arten, anlehnend an Christ: Die Farnkräuter der Erde, mit ihren wichtigsten Synonymen zusammenstellen, wie sie in der vorliegenden Arbeit in Betracht kommen:

a. *Eubotrychium Prantl.*

1. *Botrychium Lunaria Sw.*
2. „ *boreale Milde.*
3. „ *simplex Hitchcock.*
4. „ *matricariaefolium A. Br.* = *ramosum Ascherson* = *rutaceum Schkuhr.*
5. „ *lanceolatum Angstr.*

b) *Phyllotrichium Prantl.*

6. „ *ternatum (Thunbg.) Sw.*
   - α) *rutaefolium A. Br.* = *Matricariae Spr.* = *rutaceum Sw.* (wohl von van Tieghem [1883, S. 170] gemeint, da er außer *rutaceum* schon *matricariaefolium* = *rutaceum Schkuhr* angeführt hat).
   - β) *dissectum Mühlbg.*

7. „ *Virginianum Sw.* = *virginicum Willd.*
8. „ *lanuginosum Sw.*
9. „ *daucifolium Wall.*

([2]) Anmerkung. H = Herbarmaterial.

Botrychium ternatum wie auch bei *Botrychium simplex* (H.), *Ophioglossum palmatum* (H.), *O. pendulum var. falcatum* (H. nur Wurzel), *O. lancifolium* (H.), *O. nudicaule* (H.), *O. bulbosum* (H. nur Wurzel), *O. luciniatum* (H.) jemals eine Verkorkung im Sinne Holles und van Tieghems (1883, S. 170; 1891, S. 1393) oder eine Metakutisierung auffinden.

c) **Ersatz der Kutikula durch ein metakutisiertes Metadermagen.** — In anderen Fällen dagegen tritt bei den Ophioglossaceen eine nachträgliche Metakutisierung der Zellen ein, wodurch ein Phellogen vorgetäuscht werden kann, doch aber keine Verkorkung, wie sie Holle und van Tieghem gefunden haben wollen, gebildet wird. Während Russow (1873, S. 121) einfach von Korkmutterzellen spricht, die die äußeren Korkzellen aufbauen, und van Tieghem (1883, S. 170; 1891, S. 1393) von einem Korkbildungsgewebe, so sagt Holle (1875, S. 249), daß wohl Korkmutterzellen, doch keine distinkte Schicht, die als Phellogen zu bezeichnen wäre, auftreten. Holle bemerkt richtig, daß die „Bräunung und Verkorkung" unabhängig von der Bildung des Meristems eintritt. Er spricht wohl von einer Verkorkung, doch ist sie nachträglich in den fertigen Zellen erst eingetreten (*Ophioglossum*, *Botrychium Lunaria*, *B. matricariaefolium*, *B. rutaefolium*). Ein derartiges, nachträglich verkorktes — jetzt als metakutisiert zu bezeichnendes — Meristem findet sich, wie Holle schon für *Botrychium rutaefolium* angegeben, in den Wurzeln und Rhizomen von *Botrychium rutaefolium* (H.) einschließlich seiner großen, amerikanischen und neuseeländischen Form = *Botrychium ternatum*. An dem Rhizome von *Botrychium lanuginosum*, deren Wurzel ihre Wundstellen des Epiblems durch einseitige, mit Vagin infiltrierte Membranauflagerungen schützt, die nach Entfernung des Vagins mit Eau de Javelle durch Chlorzinkjod eine Blaufärbung zeigen, werden dagegen nur die allseitig verdickten Epidermiszellen metakutisiert.

Gerade an den Wurzeln von *Botrychium ternatum* ist der Verlauf der Metakutisierung scharf zu verfolgen. Gewöhnlich in der zweiten oder dritten Parenchymschicht unter dem Epiblem beginnen sich die Zellen zu teilen, nach einiger Zeit metakutisieren meist erst die äußeren, ungeteilten Parenchymzellen und dann erst das Meristem. Sehr bald ist die ganze periphere Schicht der Wurzel gleichmäßig metakutisiert. Die Entstehung eines tiefer innen gelegenen, neuen Meristems konnte ich hier nicht beobachten. Die Suberinlamellen werden allseitig, ringsherum gleichzeitig aufgelagert. Ähnliche metakutisierte Meristemprodukte treten als Wundmeristeme in den Gelenkpolstern der Segmente von *Angiopteris evecta* auf. Während hier die Auflagerungen aus dünnen Suberinlamellen bestehen, finden sich derartige metakutisierte Meristemprodukte mit Auflagerungen von dicken Saberinlamellen an Wundstellen des Rhizoms von *Goniophlebium glaucophyllum*. Hier sind die Auflagerungen in den Zellen entweder auch allseitig oder sie legen sich nur den den Wunden zugekehrten Zellmembranen an. Streng einseitig dagegen treten sie in den Meristemen unter sehr alten Lentizellen der Stipeln von *Angiopteris evecta* auf (siehe Kap. III E.) Im letzteren Falle wird immer nur die äußerste Meristemzelle einseitig und zwar immer die der Wundoberfläche zugekehrte Zellwand metakutisiert.

Die diesen metakutisierten Wundmeristemen ganz ähnlichen Meristeme, die zugleich zur Ablösung des Wedels vom Rhizome dienen, die gleichfalls nur durch Vagin metadermisiert oder auch metakutisiert sein können, möchte ich erst später in Abschnitt D 3 besprechen.

d) **Die Metakutis im allgemeinen.** — Bevor ich noch näher auf die Charakterisierung der metakutisierten Zellschichten übergehe, will ich kurz das Vorkommen der metakutisierten Zellen bei den Farnen, wie es sich nach meinen Untersuchungen herausstellte, zusammenstellen:

1. Familie der Ophioglossaceen: *Helminthostachys Zeylanica*, *Botrychium rutaefolium*, *B. ternatum*, *B. lanuginosum*.

2. Familie der Marattiaceen: *Angiopteris evecta*, *Marattia alata*, *M. cicutaefolia*.

3. Familie der Cyatheaceen: *Alsophila australis*, *A. contaminans*.

4. Familie der Polypodiaceen: Hier handelt es sich meist um viele tropische Arten mit langhinkriechenden, zeitlebens von einer Kutikula — häufig einer kutikularisierten Epidermis — bedeckten Rhizomen, deren Wundstellen an Stolonen, Rhizomen oder seltener Wedeln oder gar im Blattmesophyll metakutisieren. Zu solchen Wundstellen gehören neben unwillkürlichen Verletzungen die Narben der Phyllopodien, alter Spreuhaare und alter Wurzelaustrittstellen.

Im Verlaufe der Beobachtungen stellte sich sehr bald heraus, daß man zwei scharf voneinander getrennte Formen der Metakutisierung zu unterscheiden hat, deren kurze Definition, bevor ihr Verhalten gegenüber Reagenzien beschrieben wird, zunächst angeführt werden soll:

1. Bei der ersten Art der Metakutisierung geschieht die Auflagerung der Suberinmassen einseitig oder seltener allseitig. Es werden den jeweilig außen und seitlich liegenden, den Wunden zugekehrten Zellwänden Suberinmassen aufgelagert, indem sich zunächst die Tüpfel füllen. Häufig sind nur sehr kleine Partien metakutisiert, je nachdem nur eine kürzere oder größere Membranstelle zu verstopfen ist. Die Auflagerung der Suberinmassen scheint nicht simultan vor sich zu gehen, sondern allmählich durch Anlagerung von aus dem Protoplasten ausgeschiedenen, relativ großen Öltropfen, die sich den Zellmembranen auflegen und erstarrend die Lamelle aufbauen. Man findet die Auflagerungen während ihres Aufbaues daher unregelmäßig wulstig. Diese Suberinmassen sind homogen gebaut, ohne Tüpfel und zeigen alle von Krömer und Rumpf angegebenen Suberinreaktionen nach der Entfernung des sie sowohl wie auch die Zellmembran infiltrierenden Vagins durch Eau de Javelle.

2. Bei der zweiten Art der Metakutisierung ist die Auflagerung der Suberinmassen allseitig und geht simultan ringsherum gleichzeitig vor. Die Suberinlamelle ist und bleibt relativ dünn und scheint allmählich durch Neuauflagerungen schwach verdickt werden zu können (*Davallia bullata*). Die Lamellen sind homogen gebaut, biegen wie die Suberinlamellen der Endodermzellen in die Tüpfel ein (Taf. II Fig. 44) und sind wie die Zellmembranen der sie metakutisierenden Zellen durch Vagin braun infiltriert.

Bei beiden Arten der Metakutisierung konnte ich im Gegensatze zu der Angabe von Deveaux (1903, S. 98) niemals eine Verholzung der Zellmembranen dieser an den Wunden liegenden, metakutisierten Zellen — wenn sie nicht von vornherein aus verholzten Elementen bestanden — mit Phloroglucin-Salzsäure oder Anilinhydrochlorat nach Entfernung des Vagins nachweisen.

1. Die in einem Gewebe durch Anlagerung von dicken Suberinlamellen an die Zellmembranen entstehende Metakutis. — Ich wähle als Beispiel hierzu *Polypodium pustulatum*. Das grüne, Chlorophyll führende, auf hohe Bäume der Tropen (Diels im Engler-Prantl, 1902, S. 318) lianenhafte, kletternde (Christ, 1897, S. 111) Rhizom dieses Epiphyten (Diels in Engler-Prantl, 1902, S. 318) ist immer mit einer Kutikula bedeckt. Die äußere Tangentialwand der Epidermis ist in der äußeren Partie kutinisiert (siehe auch S. 56), färbt sich nach Entfernung des Vagins durch Eau de Javelle deutlich rot mit Sudan III, gelb mit Chlorzinkjod, bleibt nach der Behandlung mit Eau de Javelle, Chromsäure, Schwefelsäure bestehen. Von der nach der Epidermis hin zugekehrten, zackenförmig ausgefransten Kutinisierung der äußersten Partie der äußeren Tangentialwand hebt sich nach außen die Kutikula scharf ab (Taf. II Fig. 31). Das in einem relativ großmaschigen Parenchym sehr viel Stärke (Jodjodkalium) führende Rhizom besitzt keine hypodermale Schicht, was es zur Beobachtung der Metakutisierung besonders geeignet macht. Nach vollendeter Metakutisierung der Wundstellen umfaßt die Metakutis zwei bis drei Zellreihen. Die Suberinauflagerungen liegen fast nur der der Wunde zugekehrten Zellwand an.

Die äußeren, der Wunde zugekehrten Zellen zeigen häufig dünnere Auflagerungen als die inneren Zellschichten, da jene vielleicht durch die sich schnell verschließenden inneren von der lebenden Pflanze bald abgeschlossen sind. Die Zellmembranen, denen die Suberinmassen aufgelagert sind, zeigen bis auf die gleichzeitig die Suberinauflagerungen mitumfassende braune Infiltration durch Vagin keine Veränderung. Vor allen Dingen war weder bei jungen Stadien direkt noch bei alten Stadien nach Fortnahme des Vagins durch Eau de Javelle keine nachträgliche Verholzung der Zellmembranen mit Phloroglucin-Salzsäure oder Anilinhydrochlorat im Gegensatze zu der Angabe von Deveaux (1903, S. 98) zu entdecken. An jungem, nicht fixiertem Material ist nur die Zellmembran, nicht aber die metakutisierende Lamelle durch Vagin braun infiltriert. Die Suberinauflagerungen färben sich mit Sudan III-Glycerin (nach Krömer) gelbrot, mit Scharlachrot-Milchsäure (nach Rumpf) rot, Chloraljod, Chlorzinkjod, Jodjodkalium gelb. Die noch relativ dünnen, wulstig unregelmäßigen Auflagerungen legen sich in die Tüpfel hinein (Taf. II Fig. 38, 39); sie sind auf der vorderen, der Wunde zugekehrten Seite homogen, nach den hinteren Zellwänden zu werden sie allmählich dünner, körniger und bilden zuletzt feine Tröpfchen, die höchstens die Größe der Stärkekörner annehmen. Gleichzeitig liegen auf der homogenen Suberinschicht dieselben Tropfen. Die Zelle ist lebend, führt Plasma und ihre relativ großen Kerne sind gut mit Fuchsin sichtbar zu machen. Nach Entfernung der Tropfen durch geeignete Lösungsmittel wie Äther, Chloroform, Chloroform-Äther, Xylol — in Alkohol waren sie unlöslich — erscheint die Suberinauflagerung klarer, aber noch ebenso wulstig und unregelmäßig. Deutlich treten einzelne Stücke getrennt von der Hauptmasse auf. Bei älteren, stark mit Vagin infiltrierten Wunden ist keine Färbung der Suberinmassen direkt mehr zu erzielen. Chromsäure, Schwefelsäure, Salzsäure verändern die Suberinmassen nicht. Kurze Einwirkung dieser Säuren und Behandlung mit obigen Lösungsmitteln zeigten, daß nur nach Salzsäureeinwirkung die Tropfen sich nicht mehr in den Fettlösungsmitteln lösten.

Ich ließ hierauf Eau de Javelle kürzere und längere Zeit auf Schnitte der Wundstellen einwirken, wodurch vor allen Dingen das Vagin, das die Mittellamellen zunächst verlieren, entzogen wird und so eine klarere Beobachtung möglich ist. Nach zehn Minuten langer Einwirkung der Javellschen Lauge ist das Plasma zu Klumpen geballt, die leicht durch die schon genannten Lösungsmittel zu entfernenden Fetttropfen sind noch ebenso färbbar. Die Suberinauflagerung ist nur auf dünnen Schnitten völlig von der Infiltration befreit und färbbar. Nach längerer Einwirkung der Lauge ist das Plasma völlig verschwunden; es liegen neben den Stärkekörnern Öl- oder Fetttropfen in den Zellen. Deutlich ist der gesteigerte Öl- oder Fettreichtum in den den Metakutiszellen benachbarten Zellen im Gegensatz zu den übrigen Parenchymzellen zu erkennen. Die Auflagerungen sind gewellt. Noch nach tagelanger Einwirkung von Eau de Javelle zeigen die sehr stark gewellten Suberinauflagerungen ein homogenes Gefüge. Gleichzeitig sind in allen übrigen Parenchymzellen äußerst feine Häutchen von Öl- oder Fetttropfen den Membranen aufgelagert. Während sich dagegen die Tropfen nach fünfstündiger Einwirkung der Lauge noch durch die genannten Lösungsmittel entfernen ließen, gelang es nach einundzwanzigstündiger Einwirkung der Lauge nicht mehr. Ein Erhitzen dieser Schnitte in Glycerin unter dem Deckglase machte die Tropfen wohl etwas undurchsichtiger, doch eine Lösung war auch dann in den genannten Lösungsmitteln nicht zu erzielen. Eine Lösung der Suberinlamellen gelang dagegen trotz zwanzigstündiger, vorausgehender Behandlung mit Eau de Javelle in keinem Falle in Äther, Chloroform, Chloroform-Äther, Xylol. Chromsäure verhielt sich gegen diese Schnitte wie oben, Salzsäure und Schwefelsäure dagegen zeigten gegen ungefähr fünfzehn Minuten mit Javellscher Lauge behandelte und dann gut gewässerte Schnitte ein umgekehrtes Verhalten wie oben. Nach

Kochen der Schnitte mit Salzsäure waren die Tropfen durch Äther usw. leicht zu entfernen. Nach kurzer Einwirkung starker Schwefelsäure — scheinbar durch die Quellung der Plasmareste festgehalten — konnten die Tropfen mit Äther usw. nicht entfernt werden. Kaltes wie heißes Chloralhydrat und heißes Chlorzinkjod lösen nur unter starker Wellung der Suberinlamellen die Tropfen leicht aus den Zellen heraus. Diese starke Wellung ist besonders gut an fünfzehn Minuten lang mit Javellscher Lauge behandelten Schnitten durch Chloralhydrat zu beobachten. Die Lamelle springt — namentlich nach schwachem Erwärmen — ruckweise aus ihrer Lage heraus. Hierbei reißt die Lamelle meist die Tüpfelfüllungen, die auch in der fast ganz durchsichtigen Kohlehydratlamelle gut zu sehen sind, aus den Tüpfeln heraus (Taf. II Fig. 38, 39), die dann meist wie Zapfen an der sich gut färbenden Suberinlamelle hängen bleiben. In der Aufsicht treten viele Vertiefungen hervor, die durch die Einsenkung der Suberinlamelle in die Tüpfel entstanden sind. Nach langem, sechsmaligem Kochen unter dem Deckglase in Chloralhydrat erscheinen die Lamellen weniger homogen und stark angegriffen, doch sind sie auch jetzt noch nicht durch die erwähnten Fettlösungsmittel zu entfernen. Gegen Kalilauge verhielten sich die Suberinmassen folgendermaßen: Drei und mehr bis zu einundzwanzig Stunden mit Eau de Javelle behandelte Schnitte wurden teils mit 20% alkoholischer, teils mit 20% wässriger Kalilauge auf dem Objektträger oder im Reagensglase gekocht. Alkoholische Kalilauge verseifte Tropfen wie Lamellen glatt und löste die gebildete Seife heraus. Nach der Verseifung mit wäßriger 20% Kalilauge zeigen sich kristallinische Massen, die nicht allein Kugelgestalt, sondern auch langgezogene Formen besitzen, die sich durch Sudan III gelbrot, durch Chlorzinkjod gelb färben. Deutlich sieht man die zähflüssige Seife der Lamellen zu Kugeln zusammenfließen. Die Seife ist nicht durch siedendes Wasser, wohl aber durch siedendes Chloroform herauszulösen. Siedender Alkohol löst die Massen unter Zurücklassung eines feinen Gerüstwerkes oder Schaumes. Auch bei Schnitten durch frisches, lebendes Material tritt eine Verseifung und Lösung im obigen Sinne ein. Das die Masse infiltrierende Vagin bleibt als feines Häutchen zurück und kann durch Eau de Javelle herausgelöst werden, wobei das Auftreten jener schon Seite 57 erwähnten, mehr oder weniger kristallinischen, schwach gelblichen Tropfen, die teilweise doppelbrechend sind, zu bemerken ist. Letztere sind vielleicht Umsetzungsprodukte des Vagins.

Um noch einen näheren Aufschluß über die chemische Zusammensetzung der Suberinmassen und der sie bildenden Tropfen zu erhalten, unterwarf ich Schnitte der Einwirkung von kaltem und erhitztem Bleiessig, ohne aber eine Trübung der Tropfen (A. Meyer 1889, S. 359) oder eine Veränderung der Suberinmassen feststellen zu können. Es trat auch kein Erstarren der Tropfen durch Trocknen über Schwefelsäure ein. Auch mit Aldehydreagentien — benutzt wurde Fuchsin-schweflige Säure — zeigten sie keine Reaktion; selbst nach 72stündiger Behandlung mit Wasserstoffsuperoxyd traten keine Veränderungen in den vorher erwähnten Reagenzien und dem Aldehydreagens auf.

Da ich bei meinen Beobachtungen sah, daß die die Metakutis aufbauenden Tropfen sich meist durch Sudan mehr gelbrot als die Öl- oder Fetttropfen der übrigen Pflanzenzellen einschließlich Endodermzellen färbten, versuchte ich durch geeignete Färbungen einen Unterschied beider Ausscheidungen festzustellen, zumal die vorerwähnten chemischen Reaktionen keine Auskunft über diese Frage gaben. Die Versuche blieben auch hier ohne Erfolg. Zunächst benutzte ich die von Tison (1899, S. 454) für Gentianaviolett angegebene Methode mit vielen Farbstoffen. Dieses von Tison eingeführte Verfahren der Färbung von Kork besteht in einer Behandlung der Objekte mit durch Ammoniak entfärbten konzentrierten Lösungen von Gentianaviolett, Dahlia und Methylengrün nach Vorbehandlung der Objekte mit Eau de Javelle, darauf Eintragen in 5—10% Salzsäure, Schwefelsäure oder Salpetersäure.

Nach diesem Verfahren werden nur die Korkmembranen gefärbt (siehe auch Richter 1905, S. 387 und A. Meyer 1907, S. 178). Es wird zunächst durch die Farbstoffe alles schwach gefärbt. Durch die Differenzierung mit verdünnter 10% Säure trat auch bei *Polypodium pustulatum* eine dem Farbstoff entsprechende Färbung der Öl- oder Fetttropfen, der Suberinmassen, der kutinisierten Membranen und der Kutikula deutlich auf. Nach ungenügender Vorbehandlung mit Eau de Javelle färbten sich auch die verholzten Membranen. So verhielten sich: Methylenblau (Grübler), Pyoktanin (Merk), Gentianaviolett (Grübler), Hoffmannsviolett (Tromsdorff), Naphthylenblau (Grübler), verdünnte Anilinblaulösung (Grübler), Dahlia (Grübler), Anilinrot Fuchsin, Malachitgrün g, während die schwachgelbliche Farbe des Tropaeolins (Schuchard) durch 10% Schwefelsäure in ein wasserlösliches Blau überging. Nach der Methode Tisons färbt Fettfarbe blau (Tromsdorff) alle Membranen, die Färbung des Cyanin (Tromsdorff) wird dagegen bei dieser Methode durch 10% Schwefelsäure völlig zerstört. Bei anderen Farbstoffen konnte man nur durch Differenzierung mit Alkohol die gewünschte Färbung erhalten.

Ferner benutzte ich zur direkten Färbung die Farbstoffe: Indulin (Bayer), Cyanin Tromsdorff), Scharlachrot R. Michaelis (Grübler), Sudan III, die alle erst bei äußerst langer Einwirkung Kohlehydratlamellen färben, und von denen bekanntermaßen Sudan III (Krömer 1902) am besten färbt. Auch Doppelfärbungen gaben keinen Aufschluß. Zuerst durch einen blauen Farbstoff gefärbte, dann mit Sudan III kurze Zeit nachgefärbte Schnitte zeigten wohl eine Differenzierung zwischen Suberinlamellen und den Tropfen — namentlich war die feine den Lamellen auflagernde Tropfenhaut gut von der Lamelle differenziert —, doch war kein Unterschied in der Färbung der Fetttropfen zu bemerken.

2. Die in einem Gewebe durch Anlagerung von dünnen Suberinlamellen an die Zellmembranen entstehende Metakutis. — Ich wähle als Beispiel *Davallia bullata*. Das langhinkriechende, mit Kutikula, schwach kutikularisierter äußerer Epidermiswand versehene und mit einem dichten Filz von Spreuschuppen bedeckte Rhizom dieses tropischen Baumkletterers zeigt an allen Wundstellen eine Metakutisierung der äußersten der Wunde zugekehrten Zellagen. Die Suberinlamellen treten abgesehen von durch Verletzung entstehenden Verwundungen besonders an alten Wurzelaustrittzellen und ferner an den Abwurfstellen des Wedels in den noch lebenden Zellen des hier den Wedel abwerfenden Trennungsmeristems auf. Es wird hier ein Phellogen täuschend nachgebildet, doch kann von einem Phellogen nicht die Rede sein, da erst nach erfolgtem Abwurf des Wedels durch dieses Meristem die Auflagerung der Suberinlamellen in den am Rhizom verbleibenden Partien des Meristems erfolgt. Zunächst zeigen sich feine Fetttropfen in den äußersten Zellen des am Rhizom verbleibenden Teiles des Trennungsmeristems, dann werden nach der Basis des Phyllopodiums vorschreitend Suberinlamellen den Zellmembranen aufgelagert, die allmählich stärker werden, bis schließlich eine Auflagerung in dem intakt gebliebenen Parenchym und dem gesamten Leitbündel stattfindet. Hier hat die Metakutisierung die größte Mächtigkeit erreicht. Die äußeren, relativ dünnwandigen Meristemzellen schrumpfen mehr und mehr zusammen, kollabieren und gehen zugrunde. Man findet daher bei sehr alten Wedelstümpfen kaum noch meristematisch entstandene Zellen. Im Alter ist die Metakutisierung sehr stark. Die Lamellen werden ziemlich dick und durch auflagernde Stoffe, die sich mit Korkfärbstoffen färben, unregelmäßig. Lamellen, Inhaltsstoffe wie Zellmembranen — namentlich der nicht meristematisch entstandenen Zellen — sind durch Vagin braun infiltriert, das sich ziemlich schwierig durch Eau de Javelle entfernen läßt. Auch hier bei *Davallia bullata* sind die Zellmembranen nicht im Sinne von Deveaux (1903, S. 98) verholzt. Ist die Metakutisierung vollendet, so

umfaßt sie 5—10 Zellschichten des Parenchyms und im Verhältnis — der Länge entsprechend — eine Anzahl von Zellschichten im Leitbündel.

Zur näheren Charakterisierung der Suberinlamellen wurde in derselben Weise wie bei *Polypodium pustulatum* verfahren. Eine 24stündige Einwirkung von Eau de Javelle auf Schnitte durch ein *Phyllopodium* ließen die Lamellen und Tropfen bis auf das Verschwinden des Vagins unverändert, während das Zellgewebe sehr stark angegriffen erschien. Die Lamellen färbten sich nach wie vor durch die Suberinfarbstoffe (Sudan III, Cyanin, Scharlachrot, Chlorzinkjod) auch nach Behandlung mit Äther, Chloroform, Chloroform-Äther, Xylol. Diese Lösungsmittel scheinen jedoch — namentlich Äther —, ähnlich wie bei den Suberinlamellen der Endodermzellen, nicht nur die den Suberinlamellen auflagernden Tropfen zu lösen, sondern auch Stoffe aus den Suberinlamellen herauszuziehen, da letztere nachher schwächer färbbar sind. Gerade aber ein Behandeln mit Äther läßt die Lamelle nach Färbung schärfer konturiert hervortreten. Deutlich tritt jetzt das Einbiegen der Suberinlamelle in die bei *Davallia bullata* relativ großen Tüpfel hervor (Taf. II Fig. 44). Je länger die Einwirkung von Eau de Javelle dauert, desto mehr wellt sich die Suberinlamelle und hebt sich von der stark gequollenen Kohlehydratmembran ab. Durch Chromsäure trat keine Zerstörung der Suberinlamelle ein. Sehr schön können nach vollständiger Zerstörung der Kohlehydratlamellen dicker Schnitte durch Chromsäure die nach dem Auswaschen mit Wasser durch Sudan III gefärbten Suberinlamellen (auf dem Objektträger ohne Deckglas) als Hohlkugel in Glycerin schwimmend beobachtet werden. Trotz wiederholtem Kochen der mit Eau de Javelle vom Vagin befreiten Schnitte in 20%iger wäßriger wie auch 20%iger alkoholischer Kalilauge konnte hier bei *Davallia bullata* keine Verseifung der Suberinlamellen herbeigeführt werden. Die Lamellen wellten sich zwar sehr stark, doch blieb ihre Struktur erhalten. Suberinlamellen wie die verseiften Tropfen konnten nicht durch siedendes Wasser oder siedenden Alkohol herausgelöst werden.

Im großen und ganzen verhielten sich die Suberinlamellen der metakutisierten Zellschichten anderer Farnarten Reagentien gegenüber den angeführten Beispielen gleich. Wenige kleine Abweichungen kommen vor namentlich gegenüber Kalilauge, was aber wohl in der Natur der die Suberinlamellen aufbauenden Stoffe bei den verschiedenen Arten zu suchen ist.

Schon in dem Verhalten gegen Eau de Javelle zeigen die Suberinlamellen Verschiedenheiten, die den Aufbau derselben aus chemisch verschiedenen Stoffen wahrscheinlich machen. Manche Suberinlamellen lösen sich schon in Javellescher Lauge nach 18 Stunden unter Zurücklassung von sich mit Sudan färbenden Klumpen (*Polypodium rigidulum*); manche zeigen nach 22—26stündiger Einwirkung der Lauge erst die Suberinlamellen in Tropfen in der Zelle liegend, die sich leicht durch Äther usw. herauslösen lassen (*Polypodium leiorhizon*); andere sind nach ein bis drei Tagen noch völlig intakt, doch weniger mit Sudan III färbbar (*Oleandra articulata* = 75 Stunden; *Polypodium difforme* = 65 Stunden); einige schmelzen nach zweistündiger Behandlung mit Eau de Javelle beim Erhitzen unter dem Deckglase aus (*Polypodium aureum*). Im allgemeinen scheinen jedoch die dünnen Suberinlamellen widerstandsfähiger gegenüber Eau de Javelle zu sein. Immer tritt aber nach kurzem, sicher nach sechsstündigem Lagern in Eau de Javelle eine starke Wellung aller Suberinlamellen ein (Taf. II Fig. 36, 42, 43). Chromsäure zerstört die Suberinlamellen nicht. Wäßrige 20%ige Kalilauge wirkt nach dem Ausziehen des Vagins im Sinne von *Polypodium pustulatum* noch bei den Suberinlamellen von *Niphobolus Lingua*, *Polypodium rigidulum*, *P. Heracleum*, *P. ireoides*, *Goniophlebium glaucophyllum*, *Oleandra articulata;* alkoholische 20%ige Kalilauge bei den Suberinlamellen von *Polypodium Heracleum*, *P. ireoides*. Die durch wäßrige 20%ige Kalilauge gebildete Seife löst sich in Wasser bei *Acrostichum axillare*, *Polypodium leiorhizon*, *P. sinuosum*. Unverändert blieben trotz dreimaligem Kochen in wäßriger 20%iger Kalilauge

die Suberinlamellen von *Davallia bullata*, *D. recurva*, *Alsophila australis*, *A. contaminans* und trotz vorausgehender 17½stündiger Behandlung mit Eau de Javelle die Suberinlamellen von *Polypodium difforme*.

Besonders bemerkenswert sind die immer in einer Zellreihe und nur auf der der Wunde zugekehrten Zellwand liegenden, dicken Suberinauflagerungen in den Stipeln von *Marattia cicutaefolia*. Ist die Einwirkung von Eau de Javelle eine kurze, bis das Vagin verschwunden ist, so werden die Suberinauflagerungen durch kochende Kalilauge kaum angegriffen. Die Suberinmassen verquellen stark und füllen häufig das ganze Zellumen, doch läßt sich durch siedendes Wasser scheinbar nichts herauslösen. Geschieht die Einwirkung von Eau de Javelle eine längere Zeit, so werden die Suberinlamellen stark angegriffen; sie färben sich mit den Farbreagentien schwächer; kochende Kalilauge verseift völlig, und Wasser nimmt die Seife leicht heraus. Schließlich werden die Suberinlamellen durch Eau de Javelle völlig zerstört, sie lösen sich in Tropfen auf und verschwinden schließlich ganz. Es ist hier also eine Verseifung der Suberinmassen erst nach einer Veränderung durch Eau de Javelle möglich. Die Farbreaktionen dieser Auflagerungen sind dieselben wie bei den oben angegebenen Metakutisierungen, doch ist die Färbbarkeit bedeutend schwächer, besonders schwächer aber als die der interzellularen Kutikula (S. 48) bei derselben Pflanze. Kochende Salzsäure, Milchsäure, kochendes Chlorzinkjod, 36stündiges Lagern in Schwefelsäure, Chromsäure verursachen nach Entnahme des Vagins durch Eau de Javelle eine starke Quellung, ohne die Suberinlamellen zu verändern bezüglich der Farbreaktionen.

Ähnlich verhielten sich die einseitigen Suberinauflagerungen der äußersten Zellreihe der unter alten Lentizellen alter Stipeln liegenden Metadermagene von *Angiopteris evecta*, während ich bei *Marattia alata*, deren Stipeln bei dem mir zur Verfügung stehenden Exemplare eine besonders auf der äußeren Tangentialwand durch Auflagerung von Kohlehydratlamellen verdickte Epidermis besaß, keine Metakutis auffinden konnte.

Diese metakutisierten Zellschichten bei den Marattiaceen: *Marattia cicutaefolia* und *Angiopteris evecta* können nicht identisch mit den von Hannig (1898, S. 22) für die Marattiacee: *Angiopteris evecta* angegebenen mit „Pseudophelloid" bezeichneten Zellschichten sein. Nach Hannig bilden sich die Epidermis der Blattbasen, die unter denselben liegenden Schichten und die unter den Lentizellen lagernden Zellschichten zu diesem Pseudophelloid aus. Die Auflagerungen in den Zellen dieser Schichten, die eben das korkähnliche Verhalten bedingen, sind der ganzen Zellmembran ringsherum aufgelagert. Derartige allseitige Auflagerungen konnte ich aber unter den Lentizellen der Blattbasen nicht finden. Immer waren die Auflagerungen in den von mir untersuchten Arten mehr oder weniger einseitig. Auch die von Raciborski (1902, S. 48) erwähnten Auflagerungen in den Zellen der Blattwurfnarben an den Blattbasen von *Angiopteris evecta*, die Raciborski dem Pseudophelloid Hannigs zur Seite stellt, waren nur auf einer Seite im Zellinnern der Zellmembran aufgelagert. Hannig gibt als hauptsächliches Kriterium dieser korkähnlichen Auflagerungen die Löslichkeit in Schwefelsäure und die Widerstandsfähigkeit in Kalilauge nach Behandlung mit Javellescher Lauge an. Wie wir gesehen haben zeigten aber die beschriebenen Schichten nur eine relative Widerstandsfähigkeit gegen Kalilauge, während sie dagegen in Schwefelsäure nicht zur Lösung gebracht werden konnten. Da bei den Marattiaceen und auch besonders bei *Angiopteris evecta* die Ausbildung der Metakutis — wir finden Metakuten mit dicken, halbseitig aufgelagerten und dünnen, allseitig aufgelagerten Suberinlamellen, ferner auch in den Lentizellen eine weitgehende Ausbildung einer interzellularen Kutikula (siehe Kap. III E. 1) — eine sehr mannigfaltige ist, so ist es sehr wahrscheinlich, daß das von Hannig angegebene Pseudophelloid, welches bei den mir zur Verfügung stehenden Exemplaren nicht vorkam,

von mir also nicht untersucht werden konnte, als eine fernere Art der Metadermisierung anzusehen ist. Ich kann hierüber jedoch keine Aussage machen. Sicher kann es aber keine Metakutis sein, da eben die Lamellen des Pseudophelloids nach Hannig in Schwefelsäure löslich gewesen sind.

Was das Vorkommen der Metakutis anbelangt, so scheint sie — abgesehen von *Botrychium rutaefolium* — fast nur auf tropische Arten mit weithin kriechenden oder kletternden Rhizomen, die meist Baumkletterer oder auch Epiphyten sind, beschränkt zu sein. Diese sind meist großen Wasserströmungen, wie dem ständigen Herablaufen von Wasser an Bäumen, bei relativ dünner Achse reichlich ausgesetzt. Hier tritt vermutlich die Metakutis als Ersatz der Kutikula ein, um einem etwaigen Herausspülen der Nährstoffe durch Wasser einen wirksamen Widerstand entgegenzusetzen. Auch die Arten der Marattiaceen, die auch feuchte Standorte lieben, bilden diesen Schutz aus, während die relativ tief stehenden Hymenophyllaceen, die gerade Feuchtigkeitsbewohner im erhöhten Grade sind, es zu einer Ausbildung dieses Schutzes nicht gebracht haben.

Eigenartig ist es, daß bei einigen Arten beide Arten der Metakutis anzutreffen sind. *Angiopteris evecta* legt z. B. in den Metadermagenen der Blattstipeln dicke, einseitige Lamellen an, während in den Metadermagenen der Segmentkissen allseitige, dünne Auflagerungen gebildet werden. Im ersten Falle wird nur die jeweilig äußere Zelle, im zweiten Falle werden mehrere Lagen von Zellen metakutisiert.

Die dünnen allseitigen Auflagerungen, wie ich sie von *Davallia bullata* beschrieben, fanden sich: 1. Familie der Ophioglossaceen: *Botrychium rutaefolium, B. ternatum, B. lanuginosum* (siehe S. 36), *Helminthostachys Zeylanica;* 2. Familie der Marattiaceen: in den Lentizellenrändern der Wedelstiellentizellen von *Marattia alata* (siehe S. 49), an den Wundstellen der Blattsegmentkissen von *Angiopteris evecta* (siehe S. 36); 3. Familie der Cyatheaceen: in den Lentizellen von *Alsophila australis, A. contaminans* (siehe S. 49); 4. Familie der Polypodiaceen: *Polypodium difforme, P. aureum, Davallia bullata* (Taf. II Fig. 44, 48), *D. recurva* (Taf. II Fig. 43), *Oleandra articulata, Selliguea Féei* und an den Stolonenwunden von *Nephrolepis tuberosa.* Die dicken, einseitigen oder allseitigen Auflagerungen fanden sich bei: 1. Familie der Marattiaceen: in den Stipeln von *Marattia cicutaefolia* und *Angiopteris evecta* (siehe S. 36, 48), 2. Familie der Polypodiaceen: *Acrostichum axillare, Goniophlebium glaucophyllum, Niphobolus Lingua, Polypodium leiorhizon, P. rigidulum, P. Heracleum, P. ireoides, P. quercifolium, P. pustulatum* (hier auch in Wunden des Blattmesophylls), *P. sinuosum* (hier nur die äußeren Wundstellen, nicht aber die inneren an die Hohlräume dieses Ameisenfarns anstoßenden mit Vagin infiltrierten Zellwände metakutisierend), *Polybotrya quercifolia* (alte Wurzelaustrittstellen).

Die Mächtigkeit der Metakutis ist verschieden. Während sie bei den allseitigen, dünnen Auflagerungen der Suberinlamellen eine beträchtliche Anzahl von Zellreihen — 5 bis 10 — ausmachen kann — abgesehen von den viel mehr Zellschichten umfassenden Metakuten der Trennungsmeristeme zwischen Rhizom und Wedel —, umfaßt sie bei den Auflagerungen von dicken Suberinlamellen nur eine oder wenige Zellreihen, und zwar: 1. eine Zellreihe: Stipeln von *Marattia cicutaefolia* und *Angiopteris evecta*; 2. meist zwei Zellreihen: *Polypodium pustulatum* (Taf. II Fig. 38, 39), *Acrostichum axillare* (Taf. II Fig. 35, 36, 42); 3. meist drei Zellreihen: *Polypodium leiorhizon, Niphobolus Lingua* (Taf. II Fig. 37); 4. meist drei bis fünf Zellreihen: *Polypodium rigidulum, P. ireoides, P. sinuosum* (Taf. II Fig. 40, 41); 5. meist fünf bis acht Zellreihen: *Polypodium Heracleum.*

e) Abschlußmetakuten. — Während wir es in den vorhergehenden Fällen zunächst nur mit Schließungen von Wunden zu tun haben, so treten doch diese Metakuten bei

Botrychium rutaefolium, *B. ternatum*, *B. lanuginosum*, *Helminthostachys Zeylanica* und *Marattia cicutaefolia* als Ersatz der natürlich abgestoßenen oder zur Unterstützung der noch vorhandenen Epidermis (*Marattia cicutaefolia*) auf.

Wie dieser Ersatz bei den Arten von *Botrychium* zustande kommt, haben wir S. 36 gesehen. Bei *Helminthostachys Zeylanica* sind immer die äußersten 2—3 Zellschichten des Rhizoms — selten noch mehr Schichten — durch eine feine, ringsherum laufende Suberinlamelle metakutisiert. Die Zellmembranen sind, soweit die Metakutis reicht, durch Vagin infiltriert und zeigen nach Entfernung des Vagins durch Eau de Javelle die Reaktion der Kohlehydratlamellen mit Chlorzinkjod. Die äußeren Zellen scheinen langsam zu kollabieren, während allmählich immer tiefer gelegene Zellagen zu metakutisieren scheinen. Die auf den inneren Tangentialwänden lagernden Teile der Suberinlamellen bleiben, trotzdem durch die fortschreitende Kollabierung die Radialwände bereits verschwunden sind, lange Zeit liegen und täuschen so eine Kutikula vor. Öl- oder Fett-Tropfen waren nirgends in dem äußerst stärkereichen Rhizome vorhanden, was vielleicht mit dem jahrelangen Lagern des Materials, das ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Professors Goebel verdanke, in Alkohol in Verbindung zu setzen ist. Zur genaueren Untersuchung der Abstoßung der Kutikula und Ersatz derselben durch die Metakutis stand mir kein Material mit Vegetationsspitzen zur Verfügung. Hervorzuheben ist aber, daß ich nie an den Blattnarben, im Gegensatze zu den Angaben von Farmer und Freemann (1899, S. 428—429; siehe auch Bitter 1902, S. 460) eine Metakutisierung finden konnte. Bei *Marattia cicutaefolia* liegt die Metakutis nicht unmittelbar unter der Oberfläche der Stipeln, sondern erst in der fünften bis achten Zellreihe, wobei sie wie die äußeren nicht oder nur schwach kollabierten Zellen stark durch Vagin infiltriert ist. Die durch dicke einseitig in den Zellen aufgelagerten Suberinlamellen gebildete Metakutis liegt eine Zellreihe umfassend unmittelbar vor der 8—10reihigen nicht verholzten, hypodermalen Schicht, schließt die Parenchymgänge, die diesen Ring durchbrechen, und zieht sich um die Lentizellen herum.

D. Die Trennungsschichten zwischen Rhizom und Wedel und ihre Metakutisierungen bei den Farnen.

1. Allgemeines.

Hugo von Mohl (1849, S. 645), der Entdecker der Trennungsschichten zwischen Achse und Blatt, konnte 1849 bei den Farnen noch kein Trennungsgewebe zwischen Rhizom und Wedel der Farne nachweisen. Mettenius (1856, S. 18) wies 1856 zuerst darauf hin, daß diese Schicht auch den Farnen zukomme. Seinen Untersuchungen liegt speziell *Woodsia ilvensis* zugrunde. Mohl bestätigte später (1860, S. 14) dieses Vorkommen. Mettenius (1856) bemerkte, daß eine „zartwandige Parenchymschicht" ähnlich wie bei den Dikotyledonen zwischen Blatt und Blattkissen entstände und sich „durch zur zukünftigen Wundfläche annähernd senkrechte Anordnung ihrer Zellreihen und durch die bedeutendere Breite ihrer Zellen von dem Parenchym des Blattkissens und des Blattstieles ausgezeichnet sei". Durch das Absterben dieser Schicht entsteht die Trennung, und die Lage dieser Zellschicht bestimmt die Gestalt der Wundfläche. Bei anderen Arten ist nach ihm das Trennungsgewebe weniger mächtig (*Acrostichum*, *Polypodium*), doch sollen hier das Absterben dickwandiger, prosenchymatischer, zugespitzter Zellen im Blattkissen das Loslösen des Wedelstieles unterstützen. Hugo von Mohl (1860, S. 14) spricht im Gegensatze zu den Angaben von Mettenius bei *Woodsia ilvensis* gerade „von kurzen und mit dickeren Wänden versehenen Zellen", die

„die verlängerten Parenchymzellen des Wedelstieles“ unterbrechen, deren „mittlere 3—4 Zellen dicke Lage aus dünnen, amylumhaltigen Zellen der gewöhnlichen Trennungsschichte entspricht“. Milde (1865, S. 74) führt die Gliederung des Blattstieles von *Woodsia* wieder an, denen er (1867, S. 175) zuerst die Gliederung der Fiedern und Fiederchen von *Osmunda*-Arten, ferner (S. 172) der Wedelstiele von *Davallia canariensis*, der Polypodieen (S. 15) und einiger Aspleniaceen (S. 46) anschließt. Milde (1868, S. 37) erwähnt später und betont besonders, daß die Abstoßung der Fiedern und Fiederchen der Osmundaceen in besonderen, äußerlich schon sichtbaren Gelenken „in der Richtung besonderer oder mehrerer querverlaufender Zellgruppen“ (1868) stattfindet. In späteren Arbeiten finden sich die Angaben über Gliederung und Abwurf in den Gelenken mehrfach wiederkehrend, so Luerssen (1889) bei *Polypodium* (S. 10), *Woodsia* (S. 10, 498, 501), *Osmunda* (S. 520) und Sadebeck im Engler-Prantl (1902). Sadebeck gibt an, daß die Blätter regellos oder durch eine spezielle Trennungsschicht vorgebildete Abtrennungsstelle geschieht, die basal oder weit oberhalb der Basis liegen kann, so daß ein langes Stück des Petiolus stehen bleibt. Holle (1875, S. 249) gibt wohl als erster eine Trennungsmeristem an und zwar bei den Ophioglossaceen, das die Abstoßung der Blattreste beschleunigen soll. Raciborski (1902, S. 49) erwähnt dagegen eine sich kurz vor dem Blattfall bildende Trennungsschicht bei den Marattiaceen.

2. Arten der Trennungsschichten und des Blattfalles.

Bei meinen Untersuchungen an Farnen mit abfallenden Blättern sind mir hauptsächlich drei Typen aufgefallen.

a) Der Blattwurf geschieht ohne deutlich vorgebildetes Trennungsgewebe. — Meist trifft man hier die Trennungsstelle dort, wo — falls sie vorhanden ist — die verholzte, daher mit Phloroglucin-Salzsäure oder Anilinhydrochlorat nach eventueller Entfernung des Vagins durch Eau de Javelle die Ligninreaktion gebende, hypodermale Schicht des Wedelstieles sich keilförmig in die unverholzte, mit Chlorzinkjod nach Entfernung des Vagins durch Eau de Javelle die Reaktion der Kohlehydratlamellen gebende, hypodermale Schicht des Blattfußes (*Phyllopodium*) einschiebt. Es entstehen hierdurch meist becherförmige, undeutliche Narben (*Trichomanes radicans*).

b) Der Blattwurf geschieht durch ein schon in der Jugend vorhandenes Trennungsgewebe. — Dieses Trennungsgewebe, das im Vergleich zu den es umgebenden Zellschichten sehr stärkereich, kleinzellig und dünnwandig ist, bildet 3—4 Zellreihen und steigt vom Zentrum des Wedelstieles mehr oder weniger zur Peripherie auf — hier meist einen Wulst bildend (Taf. II Fig. 45, 46, 49, 50, 51). Es entstehen meist tellerförmige oder trichterförmige Narben.

Mettenius nahm noch an, daß die Trennungsschicht bei *Woodsia* erst später eingeschaltet wird (1856, S. 18). Luerssen (1889, S. 498), der die Trennungsschicht bei *Woodsia hyperborea* β. *rufidula* speziell untersucht hat, sagt dagegen, daß die Abgliederungsstelle zunächst am jungen Blatte äußerlich nicht wahrnehmbar sei und erst „am älteren Blatt als ein bald horizontal, bald etwas geneigt um den Stiel verlaufender, schwacher, etwas dunkler bis zuletzt oft schwärzlicher Ringwulst bemerkbar“ sei, und „der im günstigen Falle wieder eine in seiner Mitte verlaufende äußerst feine Ringfurche zeigt“. Holle (1875, S. 249) und Raciborski (1902, S. 49) sprechen von einer erst vor dem Blattfall eintretenden Trennungsschicht, was für ihre Fälle allerdings richtig ist.

Bei meinen Untersuchungen in dieser Richtung hin konnte ich feststellen, daß die Trennungsschicht schon in der frühesten Jugend vorhanden ist und schon sehr bald auch äußerlich sichtbar wird, sobald sich das eingerollte Blatt soeben über den Stiel erhebt

(*Woodsia ilvensis*, *Oleandra articulata*, *Niphobolus Lingua* (Taf. II Fig. 45, 46, 49, 51). Bei manchen Arten ist die Ausbildung des Gelenkes undeutlicher. Die Zellen dieser Trennungsschicht sind meist sehr stärkereich, wie schon von Mohl (1860, S. 14) angegeben hat; auch können schon in der frühesten Jugend öl- oder fettartige Körper in ihnen angehäuft sein, die sich Reagenzien gegenüber verhalten wie die in der Metakutis auftretenden Suberinlamellen, und die später wahrscheinlich die Metakutisierungen aufbauen (siehe S. 37). Immer sind die Zellen bedeutend kleiner und kürzer wie die langgestreckten Zellen des Wedelstieles und Phyllopodiums (Taf. II Fig. 45, 46). Fast quadratisch sind die Zellen bei *Oleandra articulata* (Taf. II Fig. 46). Bei *Woodsia* sind sie etwas in der Richtung der Trennungsschicht langgestreckt (Taf. II Fig. 45), was schon Luerssen (1889, S. 498) erwähnt. In der Nähe des Leitbündels sind sie direkt rechtwinklig zu den benachbarten Wedelstielzellen gestellt. Die den Trennungszellen benachbarten Zellen sind weniger gestreckt und die Epidermiszellen wieder quadratisch. Sehr schön heben sich die Trennungsgewebe auch in den Segmentgelenken von *Osmunda regalis*, *O. gracilis*, *O. Claytoniana*, *O. cinnamomea* ab. 2—4 Reihen stärkehaltiger Zellen, deren Membranen mit Chlorzinkjod die Reaktion der Kohlehydratlamellen geben, durchbrechen die hypodermale, verholzte Schicht. Letztere schiebt einige Zellreihen verholzter Zellen ober- und unterhalb der Trennungsschicht bis zum Leitbündel vor.

Dieses Trennungsgelenk kann 1. nur zwischen Rhizom und Wedelstiele (*Oleandra articulata*, *Woodsia*, *Adiantum Parishii* [Sadebeck 1902, S. 144]) oder 2. nur zwischen Wedelstiel und Fiederchen erster Ordnung (*Toda rivularis* nach Luerssen [1889, S. 519]) oder 3. nur zwischen Wedelstiel und Fiedern und Fiedern und Fiederchen (*Osmunda*-Arten, *Lygodium* nach Prantl [1881, S. 66]) vorkommen.

c) Der Blattwurf geschieht durch ein kurz vor dem Blattwurf entstehendes Trennungsmeristem. — Dieses Trennungsmeristem entsteht kurz vor dem Abfall der Wedel dort, wo die Loslösung des Wedels erfolgen soll. Mehrere Reihen von Parenchymzellen treten nach und nach in Teilung und bilden unter Streckung häufig 4—5 dünne Querwände (Taf. II Fig. 47, 48). Auch die Parenchymzellen des Leitbündels treten in die Teilung ein. Die aus je einer Zelle hervorgegangenen Zellen liegen mit ihren zugespitzten Enden, die aus den Resten der alten Zellen bestehen, keilförmig gegeneinander eingeschoben. Durch das starke Wachstum werden schließlich die Tracheiden zerrissen. Das Blatt stirbt ab, steht aber häufig noch durch das zarte Meristem verbunden auf dem Phyllopodium. Die leiseste Berührung aber läßt es sofort abfallen. Da dieses Trennungsmeristem erst kurz vor der Ablösung des Blattes auftritt, so ist es meist schwer aufzufinden, zumal die an den Phyllopodium verbleibenden Meristemzellen sich sehr bald bräunen und kollabieren.

Holle führt (1875, S. 249) für die Ophioglossaceen ein Meristem an, das vor dem gänzlichen Absterben des Blattes auftretend und den ganzen Wedelstiel quer durchsetzend die Abstoßung der Blattreste besorgen soll. Raciborski (1902, S. 19) führt nur eine Trennungsschicht an, die sich kurz vor dem Blattfall von *Angiopteris evecta* zwischen Blattstiel und Blattgrund gebildet hat, ohne von einem Meristem zu sprechen. In beiden Fällen konnte ich aber an den wirklich vorhandenen Meristemen nicht mit Sicherheit nachweisen, ob sie tatsächlich auch den Blattwurf veranlassen oder nur nachträglich, wie es hier wahrscheinlich ist, als metakutisierte Metadermagene ausgebildet werden, zumal hier die Metakutisierung nicht auf das intakte Parenchym übergeht (siehe S. 40). Bestimmt konnte ich dagegen diese Meristeme, die allein dem Blattwurf dienen, feststellen bei *Davallia bullata*, *D. recurva* (mit nachträglicher Metakutisierung), *Rhipidopteris peltata* und *Polybotrya quercifolia* (ohne nachträgliche Metakutisierung).

3. Vernarbung und Metakutisierung der Blattstielbasen.

Den anderen Orts schon angeführten Erwähnungen (S. 36) über die Vernarbung und Metakutisierung der Blattstielbasen will ich noch folgendes anfügen: Hugo von Mohl (1849, S. 645) nimmt bei den Farnen keine Vernarbung der Blattnarben an; nur bei den Baumfarnen ist er unsicher, da er hier eine glatte Narbe fand, die vielleicht vor oder nach dem Blattfall durch eine feste, glatte Substanz geschlossen war. Später (1860, S. 9) verneint von Mohl direkt bei allen Farnen mit abfallenden Blättern das Vorkommen eines „Periderma" zwischen Blatt und Blattpolster. Ihm schließt sich Staby (1886, S. 113) an, der keine Narben im Sinne Mohls und Peridermbildung bei den keinen echten Blattfall besitzenden Baumfarnen *Angiopterix Willinki* und *Polypodium fraxinifolium* fand. Straßburger (1902, S. 119) nimmt auch ein einfaches Eintrocknen an, während Farmer und Freemann (1899, S. 428) eine Art Korkbildung im Zusammenhang mit den Basen der abgeworfenen Blätter von *Helminthostachys Zeylanica* (siehe auch S. 44), Raciborski (1902, S. 49) von einer „verkorkten" Trennungsschicht bei den Marattiaceen und Holle (1875, S. 249) von einem verkorkten Meristeme bei vielen Ophioglossaceen sprechen. Eine tatsächliche Schließung der Narbe durch Metakutisierung tritt aber wohl nach meinen Untersuchungen bei fast allen Arten ein, bei denen überhaupt eine Metakutis zu finden ist. Vorhanden war eine metakutisierte Blattnarbe bei: 1. Familie der Ophioglossaceen: *Botrychium rutaefolium*, *B. ternatum*, *B. lanuginosum*; 2. Familie der Marattiaceen: *Angiopteris evecta*, *Marattia cicutaefolia*; 3. Familie der Polypodiaceen: *Polypodium difforme*, *P. aureum*, *P. leiorhizon*, *P. rigidulum*, *P. quercifolium*, *P. pustulatum*, *P. sinuosum*, *P. Heracleum*, *P. ireoides*, *Davallia bullata*, *D. recurva*, *Oleandra articulata*, *Selliguea Féei*. *Acrostichum axillare*, *Goniophlebium glaucophyllum*. Nicht vorhanden war diese Metakutisierung der Blattbasen bei *Nephrolepis tuberosa* (S. 43) und *Helminthostachys Zeylanica* (S. 44), trotzdem diese Pflanzen eine Metakutis bilden können. — Daß durch eine nachträgliche Metakutisierung des unter c) angegebenen Trennungsmeristems sehr leicht ein Phellogen vorgetäucht wird, ist ersichtlich. Es sei nochmals darauf aufmerksam gemacht, daß die Auflagerungen von Suberinlamellen in den Zellen erst nach dem Blattwurf geschieht, nachdem das Meristem seine Funktion als Trennungsgewebe ausgeübt hat (siehe S. 40; Taf. II Fig. 48).

E. Die Lentizellen und die interzellulare Kutikula.

1. Die Metakutisierung der Lentizellen und Auftreten einer interzellularen Kutikula in den Lentizellen der Marattiaceen und Cyatheaceen.

Bei der Untersuchung der vielfach in der Literatur angeführten Lentizellen oder Staubgrübchen der Marattiaceen und den lentizellenartigen Erscheinungen (Thomae 1886, S. 108) der Cyatheaceen auf Verkorkungen konnte ich in keinem Falle einen echten Kork — in unserem Sinne — auffinden, ja, selbst die Metakutisierung scheint bedeutender zurückzutreten, als man nach der auf S. 30 angegebenen Literatur annehmen könnte. Eine Metakutisierung tritt bei den von mir untersuchten Arten höchstens in den den Lentizellen benachbarten Zellen oder in den unter den Lentizellen meristematisch entstandenen Zellen, die wohl alte Lentizellen abschließen sollen, auf, selten aber in den die Lentizellen ausfüllenden Zellen = Füllzellen nach O. L. Müller (1877, S. 35). Bei den Marattiaceen treten unter den Spaltöffnungen der Wedelstiele oder Blattstipeln, die durch Interzellulare führendes, großzelliges Parenchym durch den Ring der kleinzelligen hypodermalen Schicht mit dem inneren Parenchym in Verbindung stehen, die ersten Anlagen der Lentizellen auf, wie schon Costerus (1875), O. L. Müller (1877, S. 33) und Hannig (1898, S. 28) angeben. Bei der näheren Untersuchung

konnte ich niemals ein Korkgewebe und nur selten bei den Cyatheaceen eine Auflagerung von Suberinlamellen in den die Lentizellen bildenden Geweben finden. An den die Lentizellen füllenden Zellen = Füllzellen konnte ich eine einfache Teilung dieser Zellenohne Bildung einer „Verjüngungsschicht" in Tochterzellen, wie O. L. Müller (1877, S. 35) angibt, nie beobachten. Nach Potonié kommt es auch nicht bei *Angiopteris crassipes Wallr.*, *A. evecta Hoffm.*, *A. Teysmaniana de Vries*, *A. Willinkii Mig*, *Marattia fraxinea* zur Bildung dieser Füllzellen (1881, S. 308). Diese die Lentizellen füllenden Zellen sind von einer Kutikula umgeben, die, durch die Spaltöffnungen hindurchwachsend, zunächst den dem Spaltöffnungsapparate zunächst liegenden Raum als interzellulare Kutikula umgibt. Allmählich überzieht diese Kutikula den ganzen benachbarten Raum, und man sieht sie — wie bekannt — in älteren Lentizellen — eventuell über die von Luerssen (1873, S. 641; 1875, S. 76), Schenk (1886, S. 86) für die Lentizellen angegebenen nach Luerssen (1873, S. 644) und de Bary (1877, S. 126) „schwach kutikularisierten", interzellularen Stäbchen — in das Innere fortschreiten. v. Höhnel (1877, S. 657) beobachtete diese Erscheinung wohl zuerst bei *Angiopteris evecta* und bemerkte, daß nur die der Epidermis anliegende, innere Kutikula glatt ist, während die in das Innere der Lentizellen vordringende Kutikula Erhabenheiten zeigen kann, die durch das Überziehen der eventuell vorhandenen interzellularen Fortsätze durch die Kutikula verursacht wird. Auch Schenk (1886, S. 88) erwähnt diese die interzellularen Stäbchen überziehende Kutikula und gibt Reaktionen an. Sehr bald bräunen und kollabieren die äußeren Zellen, und es entsteht das sogenannte Staubgrübchen nach Hannig.

Die Reaktionen zeigen nach meinen Untersuchungen alle Suberinreaktionen der Kutikula. Die interzellulare Kutikula färbt sich schön mit den Suberinfarbstoffen (siehe S. 38 ff.), namentlich aber mit Scharlachrot in heißer Milchsäure gelöst; sie wird durch Jodreagenzien gelb gefärbt, wie schon Schenk (1886, S. 88) angibt, und ist gegen Chromsäure, Schwefelsäure und Schulzes Gemisch widerstandsfähig. Beim Erhitzen in 20%iger wäßriger oder 20%iger alkoholischer Kalilauge verseift die interzellulare Kutikula zu undurchsichtigen Kügelchen, wodurch die Lage der Kutikula nach Färbung mit den bekannten Suberinfarbstoffen besonders gut sichtbar wird. Eau de Javelle greift sie nach langer Einwirkung nicht an. In siedendem Wasser nicht schmelzbar, schmilzt sie erst in höher siedenden Flüssigkeiten wie Schwefelsäure, Salzsäure, Chlorzinkjod, Milchsäure. Sie löst sich nicht in Äther, Xylol und kaltem Chloroform, wohl aber in siedendem Chloroform. Die trocken auf dem Objektträger zu Kugeln zusammengeschmolzene interzellulare Kutikula läßt sich durch Äther, Xylol kaum, durch Chloroform leichter herauslösen.

Erst im späten Alter wird unter den Lentizellen ein Meristem angelegt, was schon O. L. Müller (1877, S. 35) für außerordentlich langsam bei *Angiopteris* für noch schwächer bei *Marattia alata*, *M. arguta*, *M. laxa* sich bildend beschreibt. Dieses Meristem hat im Gegensatze zu den Angaben von O. L. Müller (1877, S. 35), nach dem dieses Meristem Füllzellen erzeugt, wohl den Zweck, die äußeren Gewebe abzustoßen und durch ihr dichtes Gewebe die Interzellularen zu verschließen, wie es auch Hannig angibt (1898, S. 27), ähnlich wie ja diese Metadermagene (siehe S. 35) auch an anderen Stellen der Stipeln von *Angiopteris evecta* (siehe auch Hannig 1898, S. 23) entstehen. Durch nachträgliche Metakutisierung gewähren diese Metadermagene eventuell noch einen gesteigerten Schutz, z. B. *Marattia cicutaefolia*, *Angiopteris evecta*. Mit anderen Worten die funktionslos gewordenen Lentizellen werden für immer durch die Metadermagene abgeschlossen und ausgeschaltet. Es spricht sehr für die Richtigkeit dieser Annahme, da bei *Angiopteris evecta* die seitlich von den Lentizellen bis zur Epidermis vor der hypodermalen Schicht gelegenen Zellen und die Zellen letzterer Schicht selbst, die beide nicht ein großmachiges Interzellularsystem führen, direkt metakutisiert

werden; bei *Marattia cicutaefolia* dagegen die Metakutisierung auf die benachbarten Zellen übertretend eine die ganze Stipel umziehende Metakutis bildet (siehe S. 44). Letztere verläuft, wie wir S. 44 gesehen haben in der 5.—8. Zellschicht unter der Epidermis und verschließt die ganze Stipel. Auch Hannig (1898, S. 28) führt an, daß die in der Spreitenregion gelegenen Lentizellen keine Korkschicht bilden. Ich fand diese Metadermagene immer erst an alten Stücken der Blattstipeln, Blattbasen und seltener an älteren Wedelstielen. Bei *Marattia alata* dagegen, deren äußere Tangentialwand der Epidermis durch mit Vagin infiltrierte Auflagerungen von Kohlehydratlamellen leicht eine Metakutisierung vortäuschen, konnte ich keine Metakutis auffinden. Ähnliche Metadermagene aber mit Auflagerungen von dünnen Suberinlamellen kommen an den Wedeln, speziell den verdickten Segmentbasen, deren hypodermalen Schichten nicht mit Vagin und Lignin infiltriert sind, vor, jedoch niemals hier in den Lentizellen.

Bei den Cyatheaceen ist die Entstehung dieser Lentizellen ähnlich; häufig sind hier keine Spaltöffnungen (*Alsophila australis*) zu beobachten. Es reißt die Epidermis einfach auf, wie schon Thomae (1886, S. 108) angibt. Thomae nennt die Lentizellen nur lentizellenartige Erscheinungen, da es nicht zur Bildung eines Phellogens wie bei den Marattiaceen kommt. Es wird hier sonst in gleicher Weise eine interzellulare Kutikula wie bei *Angiopteris evecta* angelegt, die die gleichen Reaktionen wie dort zeigt. In älteren Lentizellen metakutisieren die benachbarten, selten die Lentizellenzellen selbst durch innen aufgelagerte, dünne Suberinlamellen (*Alsophila australis, A. contaminans*). Bei *Cyathea elegans* und *Balantium antarcticum* konnte ich weder interzellulare Kutikula noch eine Metakutisierung auffinden. Die bei *Balantium antarcticum* in den Lentizellen auftretenden, interzellularen Stäbchen waren nicht kutikularisiert, wie schon v. Höhnel (1877, S. 658) für *Angiopteris* angegeben (siehe auch S. 48).

2. Die interzellulare Kutikula in den übrigen Familien der Filicinen.

Die interzellulare Kutikula, die schon von v. Mohl (1845, S. 1) für viele Phanerogamen, von v. Höhnel (1877, S. 657) bei *Angiopteris evecta*, von Zimmermann (1887, in Schenk: Bd. III S. 612) und de Bary (1877, S. 225) für die Lücken in den Rhizomen von *Aspidium Filix mas* angegeben worden sind, scheint bei den Filicinen weiter verbreitet zu sein, als man bisher annahm. Ein Durchwachsen der Kutikula durch die Spaltöffnungsapparate und ein Übergreifen auf die innere Seite der benachbarten Epidermiszellen ist schon häufiger beobachtet worden, so bei *Polypodium vulgare*. Dieses Auftreten der Kutikula auf der inneren Seite der Epidermis der Blattunterseite bei *Polypodium vulgare* scheint nur bei alten Blättern durch Frost verursacht aufzutreten, wobei eine Einrollung der Blattsegmente gleichzeitig erfolgt (Sadebeck 1902, S. 77). Bei *Polypodium vulgare* überzieht sie durch die Spaltöffnungsapparate hindurchtretend die ganze innere Epidermis der Unterseite der Wedelspreite von dem Hauptnerven bis zum Blattrande. Ähnlich ist es bei *Blechnum spicant*. Die interzellulare Kutikula verhält sich Reagenzien gegenüber wie die äußere Kutikula (siehe S. 32), doch ist sie dünner.

Hieran schließt sich das eigenartige Auftreten der Kutikulaauskleidung des gesamten Schwammparenchyms von *Osmunda regalis*, *O. gracilis*, *O. Claytoniana*, *O. cinnamomea*. Schon in der Jugend vorhanden überzieht sie das ganze Schwammparenchym in den Interzellularen bis zu den Gelenken hinab und tritt auch in dem Parenchym der Rachis auf. Während aber bei *Osmunda* die verholzte, hypodermale Schicht frei ist, tritt diese interzellulare Kutikula bei *Todea superba*, *T. barbara* nur in der verholzten, hypodermalen Schicht auf, hier die ganzen Interzellularen auskleidend.

IV. Die mechanischen Gewebe der Farnachsen und Farnwedel und ihre Verholzung.

A. Infiltration der mechanischen Gewebe.

Bei allen Farnen finden wir ein starkes Bestreben, ihre Membranen durch Infiltration mit geeigneten Stoffen widerstandsfähiger zu machen. Besonders stark tritt uns diese Infiltration der Membranen in den Verdickungszonen, die wir als hypodermale Schichten, Stützbündel und Außenscheiden bezeichnen, und die fast überall bei den Farnen anzutreffen sind, entgegen.

Wie wir schon Kap. III S. 33 gesehen, geschieht diese Infiltration der aus Kohlehydratlamellen bestehenden Membranen besonders durch jenen chemisch nicht genauer bekannten Stoff, den wir, weil er hauptsächlich stark in diesen Scheiden bildenden Verdickungszonen zu finden ist, mit Vagin bezeichnet haben. Häufig jedoch geht dieser Infiltration durch Vagin eine Einlagerung von Lignin in die Kohlehydratlamellen voraus. Unter Lignin verstehen wir jene, chemisch nicht näher charakterisierte Substanz, die in den mit ihr infiltrierten Membranen mit Phloroglucin-Salzsäure eine Rötung und mit Anilinhydrochlorat eine Gelbfärbung verursacht, und bei deren Auftreten wir, wie es auch in der vorliegenden Arbeit geschieht, die Membranen als „verholzt" bezeichnen (A. Meyer 1907, S. 41).

Die primären, noch nicht mit Lignin oder Vagin infiltrierten Kohlehydratlamellen dieser Verdickungszonen der Farnachsen und -wedel zeigen bei der Einwirkung von Chlorzinkjod, worauf auch Rumpf (1904, S. 17) für die Farnwurzeln schon aufmerksam macht, eine hellere Färbung als die sekundär aufgelagerten Kohlehydratlamellen. Tritt eine Infiltration der Verdickungszonen durch Lignin oder Vagin ein, so schreitet sie von den Zwickeln ausgehend über die Mittellamelle fort und tritt dann erst in die sekundär aufgelagerten Membranen über. Bei gleichzeitigem Vorkommen der Vagin- und Ligninfiltration geht die durch Lignin stets der durch Vagin voraus. Diese Tatsache ist namentlich in jugendlichen Wedelteilen gut zu beobachten, da hier die Ligninreaktion direkt sichtbar gemacht werden kann, ohne daß das die Reaktion unsichtbar oder undeutlich machende Vagin durch Eau de Javelle aus der Membran entfernt zu werden braucht. Die mit Vagin infiltrierten Membranen lösen sich, soweit sie nicht gleichzeitig verholzt sind, in Chromsäure, sind dagegen widerstandsfähig gegen Schwefelsäure (siehe auch Karsten 1895, S. 174, und Rumpf 1904, S. 8). Nach Entziehung des Vagins durch Eau de Javelle verquellen die Membranen leicht in Schwefelsäure. Eau de Javelle entzieht bei vorsichtiger Einwirkung den Membranen nur das Vagin; erst nach langer Einwirkung von Eau de Javelle wird auch das eventuell vorhandene Lignin den Membranen entzogen, die dann mit Chlorzinkjod die Reaktion der Kohlehydratlamellen zeigen. Über fernere Reaktionen des Vagins siehe Kap. III S. 33.

Hinweise auf die gleichzeitige Verholzung und Infiltration durch Vagin finden sich in der Literatur nur sehr spärlich, da sich die Forscher zumeist an dem die Membranen braun oder schwarz infiltrierende Vagin stießen (siehe ältere Literatur bei Walter 1890, S. 12). Russow (1873) erwähnt verholzte Sklerenchymbündel innerhalb der Leitbündel von *Aneimia Phyllitidis*. Walter (1890, S. 12) führt an, daß die Stützscheiden in Rhizom und Wedelstielen der von ihm untersuchten Arten unverholzt waren, daß die hypodermalen „Faserschichten" in den Rhizomen von *Lomariopsis scandens* und *Polybotrya Meyeriana* wenig, diejenigen der Blattstiele und -rippen stark verholzt waren. Linsbauer (1899, S. 320) findet eine Verholzung der Sklerenchymfasern in den Wedelstielen, ohne Unterschied zwischen mechanischen Leit-

bündelscheiden = Außenscheiden und hypodermalen Schichten zu nehmen, bei: *Drynaria coronans J. Sm.*, *Platycerium alcicorne Desd.*, *Lonchitis hirsuta L.*, *Acrostichum aureum L.*, *Doodia caudata R. Br.*, *Asplenium celtidifolium Mett.*, *Phegopteris prolifera Mett.*, *Gleichenia dichotoma*, *Chrysodium crinitum L.*, *Pteris crenata Sw.*

B. Die mechanischen Gewebe.

Da ich im folgenden Abschnitte nur auf die obwaltenden Verhältnisse zwischen den hypodermalen Schichten und den mechanischen Leitbündelscheiden einerseits und das verschiedene Verhalten bezüglich der Verholzung dieser Schichten inkl. der Stützbündel zueinander und zwischen Wedel und Rhizom näher eingehen möchte, so will ich, ohne die massenhaften Hinweise in der Literatur auf das Vorkommen dieser Schichten zu berücksichtigen nur die wichtigsten Daten anführen.

1. Die typischen Eckenkollenchym-Hypodermen.

Den Farnachsen und -wedeln scheinen Interkuten und Hypodermen völlig zu fehlen. Rumpf (1904, S. 15) führt für die Farnwurzeln zwei hypodermale Schichten an, die man wohl als Hypodermis, die den Farnwurzeln nach ihm fehlen soll, bezeichnen könnte: eine eigenartig gebaute Zellschicht bei *Onoclea* und eine Schicht U-förmig verdickter Zellen bei *Cystopteris fragilis*. Kollenchymatische Hypodermen konnte ich aber im Gegensatze zu den Angaben von Rumpf (1904, S. 15) bei den Wurzeln der Ophioglossaceen: *Ophioglossum palmatum* und *Botrychium lanuginosum* feststellen. Ich möchte dieses Vorkommen hier erwähnen, da derartige kollenchymatische Hypodermen bei den Farnen bisher nicht bekannt waren. Beide Farne zeigen in dem peripheren Parenchymgewebe der Wurzel ringsherum zentral zwischen Epiblem und Endodermis eine mehrere Zellreihen umfassende Schicht einer typischen, im Zentrum interzellularraumfreien, kollenchymatischen Hypodermis, die aus typischem Eckenkollenchym besteht (C. Müller 1890; A. Meyer 1907, S. 188), an die sich nach innen und namentlich nach außen gewöhnliches, Interzellularen führendes Parenchymgewebe anschließt. Bei *Ophioglossum palmatum* (Taf. II Fig. 54) ist die Verdickung der Zellen bedeutender als bei *Botrychium lanuginosum* (Taf. II Fig. 53). Die Mittellamelle (A. Meyer 1907, S. 34, 36, 180) ist sehr leicht durch stärkeres Lichtbrechungsvermögen und geringere Färbbarkeit in Chlorzinkjod zu erkennen. Diese kollenchymatischen Hypodermen sind vielleicht den von A. Meyer (1881) für die Wurzeln von *Aconitum Napellus* bekannt gegebenen, von Krömer auch für Helleborusarten (1902, S. 78) beschriebenen an die Seite zu stellen.

2. Die mechanisch aussteifenden hypodermalen Schichten.

Fehlt es an Hypodermen, so ist die Ausbildung von mechanisch aussteifenden hypodermalen Schichten bei den Farnachsen und -wedeln sehr bedeutend.

Die mechanisch aussteifenden hypodermalen Schichten (Rumpf 1904, S. 18) nennt Russow (1873) Bastbelege oder Sklerenchymbelege, Schwendener (1874, S. 161) mechanische Ringe oder Bastzone, de Bary (1877, S. 422) sklerotische hypoderme Schichten, Potonié (1881, S. 313) subepidermale Stereome, Poirault (1893, S. 166) „anneaux scléreux“, Noll (1902) und Haberlandt (1904) Stereome.

Die Zellen der mechanisch aussteifenden hypodermalen Schichten zeichnen sich entweder nur durch ihren dichteren Zusammenschluß, geringere Weite und wenig stärkere Wände von dem umgebenden Parenchymgewebe aus (de Bary 1877, S. 422), oder sie sind deutlich kleiner als das sie umgebende Parenchymgewebe und ziemlich scharf von letzterem abgehoben. Im letzten Falle weisen sie keine Interzellularen auf (de Bary 1877, S. 422).

Sie sind entweder langgestreckt und zugespitzt als echte Sklerenchymfasern oder von gestreckt prismatischer Gestalt oder spitzspindliger Form (de Bary 1877, S. 128) oder endlich kollenchymatisch, wie bei den Wedeln der Marattiaceen (de Bary 1877, S. 126, 443). Meist gehen diese hypodermalen Schichten allmählich in das benachbarte Parenchymgewebe über, liegen entweder unmittelbar unter der Epidermis oder durch einige Parenchymzellagen von dieser getrennt als geschlossener Ring um das ganze Rhizom oder den Wedelstiel herum. Es können diese mechanisch aussteifenden hypodermalen Schichten aber auch quer radial durchbrochen werden von wenigen, meist sehr interzellularreichen Parenchymgängen, wie an den Flanken des Rhizoms von *Pteridium aquilinum*, bei welcher Art diese Parenchymgänge mit einem sehr reichlich Spaltöffnungen führenden Epidermiskomplex in Verbindung stehen, oder wie bei den Wedelstielen und Stipeln der Marattiaceen oder den Wedelstielen vieler Polypodiaceen — zumal bei geflügelten Wedelstielen — und Cyatheaceen und ferner noch natürlich bei den Wedelnerven höherer Ordnung. Die Stärke dieser Schichten ist ungemein verschieden. Schon Schwendener (1874, S. 161) hat angegeben, daß sie bis an die Endodermis oder die Stützscheide = Außenscheide (1882, S. 135; 1883, S. 49) herantreten können, was ich vielfach bestätigen konnte. Immer sind sie aber unabhängig von den Leitbündeln, worauf Schwendener (1874, S. 161) aufmerksam macht. So sind z. B. bei vielen Osmundaceen im Wedelstiele die Endodermen nur durch eine teilweise unverholzte, die Reaktion der Kohlehydratlamellen gebende Zellreihe, deren äußere Tangentialwände bereits verholzt sein können, von dem verholzten, allmählich in die hypodermale Schicht übergehenden, peripheren Parenchymgewebe getrennt.

Über das Vorkommen der mechanisch aussteifenden hypodermalen Schichten siehe noch S. 55, 56.

3. Die Stützbündel.

Vielfach treten — namentlich bei Rhizomen ohne eine hypodermale Rindenschicht — einzelne meist tiefschwarz infiltrierte, langgestreckte, stark verdickte Zellen oder Zellgruppen zwischen den Leitbündeln und im äußeren, peripheren Parenchymgewebe des Rhizoms auf. Sie bilden bald isolierte Sklerenchymbündelchen (*Alsophila microphila* nach de Bary 1877, S. 445), bald sind sie nur Auszweigungen der die Leitbündel begleitenden „Sklerenchymmassen“ in das periphere Parenchymgewebe (Cyatheaceen nach de Bary 1877, S. 445), bald bilden sie ganze Leisten und Pfeiler im peripheren Parenchymgewebe (*Aspidium Berteroanum*, *A. Richardii* nach Giltay 1882, S. 694). Walter (1890) hat diese Stützbündel bildenden Zellkomplexe näher beschrieben, und verweise ich auf die von ihm angegebene Literatur (S. 2). Diese „ein beständiges Schwanken zwischen prosenchymatischer und parenchymatischer Gestalt“ (Mohl 1845, S. 116) zeigenden Zellen zeigen meist nach Walter (1890, S. 7) eine prismatisch gestreckte Form mit schief abgestutzten Enden, oder es sind Faserzellen (*Pteridium aquilinum* — de Bary 1877, S. 139; Walter 1890, S. 7). Nach Giltay (1882, S. 694) und Walter (S. 10) berühren sich die auf einer Seite stets sklerotischen Zellen stets mit ihren verdickten Seiten; seltener wird eine ringsherum verdickte gänzlich von halbverdickten Zellen eingeschlossen. Die innersten Verdickungen sind bei älteren Zellen oft warzenförmig, doch immer ist der Verlauf der Grenzschichten der Membranen in die Höcker zu verfolgen (Walter, S. 8) (*Polypodium leiorrhizon*, *P. longissimum*, *P. musaefolium*, *P. neriifolium*). Die Zellen sind lebend, besitzen Plasma und Zellkern, periodisch (de Bary 1877; Walter 1890, S. 10) Stärke (Giltay 1882, S. 694), können auch Oxalatkristalle (*Davallia Mooreana* und *Crysodium crinitum* nach Walter, S. 7, 9) einschließen und führen Interzellulare (Walter, S. 8).

An die Beschreibung dieser Stützbündel möchte ich noch die Besprechung des gleichwertigen Vorkommens derartiger Einzelstützbündel in dem geflügelten Rande der Wedelstielbasen

von *Osmunda* und *Todea*, das schon Milde (1868/69, S. 34, 35) beschreibt, anfügen. Auch Russow (1873) und nach ihm Walter (1890, S. 3) führen Stützbündel an den Austrittstellen der Wedel aus dem Rhizom an bei: *Scolopendrium officinarum*, *Asplenium auritum*, *A. marinum*, *A. ebenum* und *Ruta muraria*. Es scheinen jedoch diese Stützbündel laut Fig. 15 Taf. X bei Russow (1873) zu den mechanischen Leitbündelscheiden zu gehören. Ich konnte isolierte Stützbündel sehr schön an den Wedelaustrittstellen von *Niphobolus Lingua* beobachten (Taf. II Fig. 52). Nach Walter (S. 12) waren die von ihm in Rhizomen beobachteten Stützbündel nicht verholzt, desgleichen auch die Stützbündel und Stützplatten bei *Pteridium aquilinum*. Diese Beobachtungen Walters konnte ich bestätigen.

Ich will nun nochmals, da es für meinen Gesichtspunkt wichtig erscheint, kurz nach Walter (1890, S. 2) und anderen Autoren die Arten, bei denen Stützbündel gefunden wurden, unter Zuziehung meiner Beobachtungen aufzählen. Hierbei bedeutet in der folgenden Zusammenstellung: M. = Milde (1868/69), R. = Russow (1873, S. 81, 102), de B. = de Bary (1877, S. 445), K. = Klein (1881, S. 370, 371), G. = Giltay (1882, S. 694), W. = Walter (1890, S. 2), e = eigene Beobachtungen. 1. Cyatheaceen: (Mohl 1845, S. 113, de B., R.) *Alsophila microphila* (de B.). 2. Osmundaceen: *Osmunda* (M. e.), *Todea* (M. e.). 3. Polypodiaceen: *Pteridium aquilinum* (R., de B., W., Stenzel S. 39); *Polypodium musaefolium* (K., W., e); *P. repens* (K., W.); *P. Heracleum* (e.); *P. longissimum* (K., W.); *P. neriifolium* (W.); *P. pertusum* (W., S. 3); *P. Phyllitidis* (R., W.); *P. leiorhizon* (K., W., e.); *P. ireoides* (e.); *P. taeniosum* (K., W.); *Oleandra hirtella* (W.); *Woodwardia aspera* (W.); *Lomariopsis Boryana* (W.); *Meniscium simplex* (W.); *Blechnum occidentale* (W.); *Aspidium Berteroanum* (G.); *A. Richardii* (G.); *Chrysodium flagelliferum* (W.); *Davallia Mooreana* (W); *Niphobolus Lingua* (de B., e.); *Platycerium alcicorne* (de B., R.).

Es sei hier noch daran erinnert, daß auch innerhalb der Leitbündel Bündel verdickter Zellen anzutreffen sind. So finden sie sich nach Mettenius (1864, S. 21) bei *Trichomanes pinnatum*, *T. elegans*, nach Russow (1873, S. 95) bei *Trichomanes floribundum*, *Schizaea pectinata* (S. 95); *Aneimia Phyllitidis* (Taf. X Fig. 9 nach Russow); *Gleichenia vulcanica* (Taf. X Fig. 10 nach Russow 1873; siehe auch de Bary 1877, S. 358). Die von Russow angegebene Verholzung konnte ich bei einem gleichen Vorkommen in dem Leitbündel von *Loxsoma Cunninghamii* feststellen. Nach Poirault (1893) sind die in den Leitbündeln vorkommenden Inseln von Sklerenchymzellen, die nach ihm nur an den Blattlücken vorkommen, nur von dem peripheren Sklerenchymschichten durch das Leitbündel abgeschnitten (siehe auch S. 18).

4. Die mechanischen Leitbündelscheiden.

Die mechanischen Leitbündelscheiden (Außenscheiden nach Schwendener 1882, 1883; Bündelscheiden nach H. Müller 1906), die so häufig mit der Endodermis verwechselt sind (Dunzinger 1901, S. 16; Knös 1902, S. 51), scheinen wohl zuerst von Milde (1870) als „Gefäßbündelscheide“ für verschiedene *Asplenien* und *Athyrien* beschrieben zu sein. Russow (1873) und nach ihm Terletzki (1884, S. 475) und Walter (1890, S. 10) nennen sie, falls sie einschichtig sind, Stützscheiden; sind sie mehrschichtig, so redet Russow (1873) von Sklerenchymmassen. Schwendener (1874, S. 161) bezeichnet sie als Prosenchymscheiden, Stereome oder Stereomscheiden, dem sich de Bary (1877, S. 433), Giltay (1882, S. 695), Sadebeck im Engler-Prantl (auch mechanische Scheide; 1902, S. 70) anschließen. Poirault bezeichnet sie als: „anneaux sclérenchymateuse péristéliques“ (1893, S. 166) oder gaine scléreux (S. 167). Andere Autoren erwähnen diese Scheiden ohne nähere Bezeichnung, so Haberlandt (1881, S. 130) = mechanische Scheiden mit sklerotischen Wänden, Giesenhagen (1890, S. 23), Fabricius (1902, S. 323) = Sklerenchymfaserringe, Knös (1902) = verdickte

Parenchymscheide. Schwendener (1882, S. 135; 1883, S. 49) gibt ihnen später den Namen Außenscheiden, wie sie Benze (1887, S. 37) auch wieder benennt. Karsten (1895, S. 143) spricht von einer Schutzscheide = Außenscheide Schwendeners, während gerade unter Schutzscheide die Endodermis verstanden wird (Caspary 1858, S. 441; Russow 1873, S. 168; 1875, S. 72).

Die Zellen dieser die Farnleitbündel vielfach begleitenden, häufig bis in die äußersten Nervenenden (abgesehen von den Wassergruben) vordringenden, mechanischen Leitbündelscheiden scheinen immer einfache, langgestreckte Parenchymzellen zu sein. Eine Trennung der Zellen der mechanischen Leitbündelscheiden in Sklerenchymzellen und -fasern, wie sie Rumpf (1904, S. 36 ff.) unter den Zellen der mechanischen Leitbündelscheiden der Wurzelleitbündel gefunden hat, scheint in den Farnachsen und -wedeln nicht einzutreten. Milde (1870, S. 336) spricht von horizontalen Querwänden dieser Scheidenzellen; Schwendener (1874, S. 161) von Prosenchymscheiden, die übrigens nicht selten einen halb parenchymatischen Charakter annehmen können; Haberlandt (1881, S. 130) von einfachen Verdickungen der die Endodermis begrenzenden, etwas in die Länge gestreckten Parenchymzellen. Giesenhagen (1890, S. 431) nennt sie mehr oder weniger sklerenchymatisch. Fabricius dagegen (1902) erwähnt in den Wedelstielen und -spreiten hellbraune Sklerenchymstränge, die das Leitbündel von *Lindsaya Kirkii* (S. 321) umgeben, Sklerenchymfaserstränge im Wedelstiele von *Nephrodium Wardii* (S. 322) und Sklerenchymfaserringe bei *Nephrolepis acuta* (S. 323). Die nach meinen Untersuchungen wohl etwas länger und größer als die Nachbarzellen des Parenchyms erscheinenden Zellen der mechanischen Leitbündelscheiden sind nach de Bary (1877, S. 128) zumeist dem verdickten Parenchym zuzurechnen.

Die Zellen der Außenscheiden werden durch Auflagerung von Kohlehydratlamellen ein-, mehr- oder allseitig verdickt. Die einseitigen Verdickungen sind meist hufeisenförmig, indem nur eine Wand — meist die äußere von der Endodermis abliegende Tangentialwand frei bleibt. Seltener bleibt die vor der äußeren Tangentialwand der Endodermis liegende innere Tangentialwand der mechanischen Leitbündelscheidenzellen allein nur unverdickt, z. B. Rachis von *Ceterach officinarum;* oder auch Petiolus von *Blechnum brasiliense* (de Bary 1877, S. 444; siehe auch Walter 1890, S. 10; Russow 1873, S. 81); oder die Außenscheide legt sich nur stellenweise der Endodermis an, um an anderen Stellen durch eine Doppellage von dünnwandigen Zellen von ihr getrennt zu sein, z. B. *Polybotrya Meyeriana* nach Schwendener (1882, S. 135). Entweder bilden diese Außenscheiden ganze Zylinder um die Leitbündel herum, oder sie liegen nur in einzelnen Bündeln bald in den einspringenden Winkeln der Leitbündel oder an einzelnen Seiten der Leitbündel. Im letzteren Falle sind sie in Rhizomen oder Wedelstielen, deren Leitbündel im Kreise angeordnet sind, bald nach der Peripherie, bald nach dem Zentrum der Achse zu stärker werdend (Wedelstiel von *Lomaria gibba*) an den Leitbündeln angeordnet, je nachdem es das mechanische Prinzip erfordert. Über das Vorkommen der Außenscheiden siehe noch den nächsten Abschnitt.

C. Das Vorkommen der verholzten und unverholzten, mechanisch aussteifenden hypodermalen Schichten und mechanischen Leitbündelscheiden in Rhizom und Wedel und ihr Verhältnis zueinander.

Betrachten wir das Vorkommen der mechanisch aussteifenden hypodermalen Schichten und mechanischen Leitbündelscheiden, so finden wir eigenartige Verhältnisse zwischen Rhizom und Wedel. In den Rhizomen finden wir gleichzeitig mit dem Zurücktreten der Verholzung die Ausbildung dieser wahrscheinlich mechanischen Zwecken dienenden Scheiden im

Vergleich zu dem Vorkommen derselben in den Wedeln bedeutend zurücktreten. In den Wedeln dagegen treten diese Schichten überall auf. Hier erreichen sie immer die größte Mächtigkeit in den Wedelstielen, in denen sie allmählich abnehmend in die Lamina übergehen. Die mechanisch aussteifenden hypodermalen Schichten können in den Wedelspreiten zuletzt gänzlich fehlen, oder sie sind nur noch auf der Ober- und Unterseite der Nerven vorhanden, indem sie hier vom Blattparenchym seitlich durchbrochen werden. Ein Fehlen der mechanischen Leitbündelscheiden tritt dagegen mehrfach ein. Die Verholzung dieser Schichten ist in den Wedeln bedeutend weitgehender als in den Rhizomen, doch nimmt sie von der Basis des Wedels zur Wedelspitze hin ab, so daß diese Schichten in den äußersten Auszweigungen des Wedels mit Chlorzinkjod die Reaktion der Kohlehydratlamellen geben. Hervorzuheben ist aber die eigenartige Erscheinung, daß dem Verlust der Verdickungszonen in dem peripheren Parenchymgewebe der Verlust der Verholzung dieser Schichten vorauszugehen scheint.

Im folgenden will ich die Resultate meiner Beobachtungen in dieser Beziehung zusammenstellen.

1. Das Rhizom.

Alle mechanischen Elemente (immer mit Ausnahme des Eckenkollenchyms siehe S. 51) scheinen den Achsen der Ophioglossaceen, wie schon Poirault (1893, S. 169) angegeben, und der Marattiaceen (Kühn 1890, S. 148; Poirault 1893, S. 169) zu fehlen. Von den Ophioglossaceen untersuchte ich hierauf: *Helminthostachys Zeylanica*, *Ophioglossum vulgatum*, *O. reticulatum*, *O. nudicaule*, *O. Lusitanicum*, *O. bulbosum*, *O. laciniatum* *O. pendulum L. var. falcatum*, *O. palmatum*, *Botrychium Lunaria*, *B. simplex*, *B. matricariaefolium*, *B. ternatum*, *B. Virginianum*, *B. lanuginosum*; von den Marattiaceen: *Angiopteris evecta*. Alle mechanischen Elemente fehlen ferner: *Trichomanes membranaceum*, *T. crispum*, *Ceterach officinarum*, *Cystopteris fragilis*, *Nephrolepis tuberosa* (Rhizom). Diesen schließen sich viele Arten an, die nur eine unverholzte mechanische Leitbündelscheide besitzen: *Hymenophyllum tunibridgense*, *Polypodium vulgare*, *P. leiorhizon*, *Goniophlebium glaucophyllum*, *Platycerium alcicorne*.

Zu den Arten mit mechanisch aussteifenden hypodermalen Schichten ohne mechanische Leitbündelscheiden sind zu zählen:

α) die hypodermale Schicht ist verholzt: *Trichomanes Ankersii*, *T. auriculatum*;

β) die hypodermale Schicht ist nicht verholzt: *Trichomanes muscoides*, *T. obscurum*, *T. apodum*, *T. bipunctatum*, *T. accedens*, *T. sphenodes*, *T. laceratum*, *T. Hookeri*, *T. leptophyllum*, *T. sinuosum*, *T. trichoideum*, *T. spicatum*. *Nothochlaena Marantae*, *Phegopteris polypodioides*, *Rhipidopteris peltata*, *Polybotrya quercifolia*, *Onoclea sensibilis*.

Hierzu noch die Rhizome, die neben der hypodermalen Schicht noch unverholzte mechanische Leitbündelscheiden besitzen:

α) die hypodermale Schicht ist verholzt: *Oleandra articulata*;

β) die hypodermale Schicht ist nicht verholzt: *Niphobolus Lingua*, *Strutiopteris germanica* (Ausläufer).

2. Der Wedel.

Alle mechanischen Elemente scheinen zu fehlen in den Wedeln aller Ophioglossaceen, ferner der Parkeriacee: *Ceratopteris thalictroides*, die nur eine, seltener mehrschichtige, unverdickte, verholzte Parenchymschicht der Endodermis benachbart führt.

Mechanische Leitbündelscheiden fehlen bei folgenden mit mechanisch aussteifenden hypodermalen Schichten versehenen Farnen:

α) die hypodermale Schicht ist verholzt: *Trichomanes obscurum*, *T. apodum* (einseitig), *T. crispum*, *T. bipunctatum*, *T. Ankersii*, *T. accedens*, *T. brachypus* (kaum verdicktes Parenchym), *T. membranaceum*, *T. laceratum* (einseitig), *T. cuspidatum* (nur auf den den Haarwurzeln entgegengesetzten Seiten verholzt), *T. sphenodes* zerstreute, verholzte hypodermale Zellen), *T. Kraussii*, *T. sinuosum*, *T. trichoideum*, *Hymenophyllum flabellatum*, *Polybotrya quercifolia*, *Nothochlaena Marantae*, *Diplazium celtidifolium*, *Lonsoma Cunninghamii*, *Leptopteris superba*, *Todea barbara*, *Gleichenia flabellata*, *Angiopteris evecta*, *Marattia alata*, *M. cicutaefolia* (bei diesen Marattiaceen sind die in den Segmentgelenken vorhandenen hypodermalen Schichten unverholzt);

β) die hypodermale Schicht ist nicht verholzt: *Trichomanes bicorne*, *Hymenophyllum polyanthos*, *Trichomanes cristatum*, *Adiantum macrophyllum*, *A. pubescens*, *A. tenerum*, *A. caudatum*, *Gymnogramme chrysophylla*, *G. schyzophylla*, ferner in den Segmentgelenken, Stipeln und Blattbasen von *Angiopteris evecta*, *Marattia alata*, *M. cicutaefolia*.

Mechanische Leitbündelscheiden und hypodermale Schichten sind vorhanden:

α) beide Schichten verholzt: *Osmunda regalis*, *O. gracilis*, *O. Claytoniana*, *O. cinnamomea*, *Alsophila australis*;

β) beide Schichten nicht verholzt: *Platycerium alcicorne*, *Adiantum Farlayense*, *Pteris palmata*, *Ceterach officinarum*;

γ) die hypodermale Schicht verholzt, die mechanische Leitbündelscheide nicht verholzt: *Rhipidopteris peltata*, *Didymochlaena lunulata*, *Davallia bullata*, *D. recurva*, *Goniophlebium glaucophyllum*, *Polypodium vulgare*, *P. pustulatum*, *Niphobolus Lingua*, *Lomaria gibba*, *Phegopteris Robertiana*, *Onoclea sensibilis*, *Struthiopteris germanica*.

Zum Schluß möchte ich noch bemerken, daß bei den Hymenophyllaceen, bei denen es oft, wie schon de Bary (1877, S. 442) angibt, zu keiner scharfen Trennung zwischen mechanischen Leitbündelscheiden und hypodermalen Schichten kommt, z. B. *Trichomanes obscurum*, *T. Petersii*, *T. alatum*, oft in der hypodermalen Schicht ein scharf getrennter äußerer Ring (*Trichomanes crispum* [Wedel], *T. accedens* [Wedel]), oder wenige äußere Zellen unverholzt bleiben (*Trichomanes Kraussii* [Wedel]).

Figurenerklärung.

A = Außenscheide.
B = Blattmesophyll.
c = kutikularisiert.
e = Endodermis.
Ep = Epidermis.
H = Hypodermale Schicht.
I = Interzellularräume.
K = Kutikula.
L = Leitbündel.
M = Metakutis.
Md = Metadermagen.
R = peripheres Parenchymgewebe.
S = Suberinlamelle.
T = Tüpfel.
Z = Zwischenlamelle.

Fig. 1. *Davallia bullata*. Gabelung eines Casparyschen Streifens. Eau de Javelle gequollen, Safranin. Vergr. 1450.
Fig. 2. *Trichomanes crispum*. Endodermis. Vergr. 225.

Fig. 3. *Helminthostachys Zeylanica* (Rhizom). Casparyscher Streifen mit Tüpfel. Eau de Javelle, Chlorzinkjod. Vergr. 950.
Fig. 4. *Trichomanes sphenodes* (Rhizom). Endodermis. Vergr. 625.
Fig. 5. *Polypodium vulgare.* Altes Rhizom mit Primärendodermis und verdickter Zwischenlamelle. Vergr. 950.
Fig. 6. *Niphobolus Lingua* (Rhizom). Zwischenlamelle. Eau de Javelle. Vergr. 530.
Fig. 7. *Hymenophyllum crispatum* (Wedelstiel). Zwischenlamelle. Vergr. 800.
Fig. 8. *Polypodium pustulatum* (Rhizom). Endodermis mit Zwischenlamelle. Vergr. 530.
Fig. 9. *Hymenophyllum microcarpum* (Wurzel). Endodermis mit Zwischenlamelle. (Suberinlamelle fortgelassen.) Vergr. 530.
Fig. 10. *Hymenophyllum pulcherrimum* (Wurzel). Eau de Javelle. Endodermis mit Zwischenlamelle. (Suberinlamelle fortgelassen.) Vergr. 350.
Fig. 11. *Davallia bullata.* Schluß der Endodermis in einem Nervenende. *x* = die unter den Soren liegenden Zellen. Vergr. 290. Eau de Javelle. Sudan.
Fig. 12. *Hymenophyllum microcarpum.* Wurzel. Tüpfel der Zwischenlamelle der Endodermis von Fig. 9 im Tangentialschnitte. Eau de Javelle. Vergr. 350.
Fig. 13. Nervenenden von *Nephrolepis tuberosa.* Ausschnitt des Blattmesophylls nach den Nervenenden. Vergr. 70.
Fig. 14. *Nephrolepis tuberosa.* Endodermis geschlossen durch Suberinlamellen in den Nervenenden. Vergr. 190.
Fig. 15—24. *Helminthostachys Zeylanica.* Verlauf der Endodermis des in das Rhizomleitbündel eintretenden Wedelleitbündels und Verlauf der Endodermis im Rhizome bis zum nächsten eintretenden Wedelleitbündel.
Fig. 25. *Scolopendrium officinarum.* Stück aus der Wedelspreite nach Anwendung der Jodprobe bei normaler Assimilation. Schwarz = Stärke. *N* = Nervenendigungen. *So* = Soren. Vergr. 2.
Fig. 26. *Scolopendrium officinarum.* Das gleiche Blatt nach mehrtägiger Verdunklung. Vergr. 2.
Fig. 27. *Scolopendrium officinarum:* a) 14 Tage am Rhizome verdunkeltes Blatt, völlig ohne Stärke; b) Wedelspitze nach 40 Stunden; c) belichteter; d) unbelichteter Blattteil; e) belichteter Blattteil nach einigen Tagen; f) unbelichteter Blattteil nach einigen Tagen.
Fig. 28. *Scolopendrium officinarum:* Am Rhizome verdunkeltes Blatt: a) Vorprobe; b) nach 24 Stunden; c) nach 28 Stunden.
Fig. 29. *Scolopendrium officinarum:* a) Stärke in einem durch die dichte Stellung am Rhizom ungenügend belichteten Wedel; b) derselbe Wedel nach gleichmäßiger Belichtung. Verg. 1/3.
Fig. 30. *Scolopendrium officinarum:* a) Vorprobe; b) nach achttägiger Verdunklung. Vergr. 1/3.
Fig. 31. *Polypodium pustulatum.* Rhizom. Kutikularisierte äußere Epidermiswand. Eau de Javelle, Sudan. Vergr. 530.
Fig. 32. *Davallia recurva.* Rhizom. Kutikularisierte äußere Epidermiswand und kutikularisierte Zwickel. Eau de Javelle, Sudan. Vergr. 530.
Fig. 33. *Botrychium Lunaria.* Beginn der Metadermagenbildung in der Epidermis des Rhizoms. Eau de Javelle. Vergr. 225.
Fig. 34. *Botrychium Lunaria.* Metadermagenbildung im fortgeschritteneren Stadium und tiefer im Innern des Rhizoms. Die äußeren Schichten des peripheren Parenchymgewebes sind bereits abgestoßen. Eau de Javelle. Vergr. 200.
Fig. 35. *Acrostichum axillare.* Metakutisierung durch dicke einseitige und allseitige Auflagerung von Suberinlamellen. Vergr. 190.
Fig. 36. *Acrostichum axillare.* Suberinlamellen der Metakutis stark durch Eau de Javelle gewellt. Vergr. 350.
Fig. 37. *Niphobolus Lingua.* Längsschnitt durch die Metakutis der Blattnarbe am Rhizom. Eau de Javelle. Vergr. 225.
Fig. 38. *Polypodium pustulatum.* Metakutis. Eau de Javelle, Chloralhydrat, Sudan-Glycerin. Suberinlamelle mit den Tüpfelfüllungen aus den Tüpfeln herausgerissen. Vergr. 425. *Tf* = Tüpfelfüllung.
Fig. 39. Wie Fig. 38. Vergr. 770.
Fig. 40. *Polypodium sinuosum.* Metakutis, Längsschnitt. Vergr. 200.
Fig. 41. *Polypodium sinuosum.* Metakutis. Vergr. 70.
Fig. 42. *Acrostichum axillare.* Metakutis. Sehr stark durch Eau de Javelle verquollene und gewellte Suberinauflagerungen. Vergr. 300.

Fig. 43. *Davallia recurva.* Metakutis durch dünne Suberinlamellen. Eau de Javelle, dreimal mit Kalilauge gekocht, Wasser, Sudan-Glycerin. Vergr. 360.
Fig. 44. *Davallia bullata.* Einbiegen der Suberinlamellen der Metakutis in die Tüpfel. Eau de Javelle, Äther, Sudan-Glycerin. Vergr. 1450.
Fig. 45. *Woodsia ilvensis.* Trennungsschichte zwischen Wedel = *W.* und Rhizom = *Rh.* Junges Stadium von einem sich soeben entwickelnden Wedel. Bei *x* grenzt das Leitbündel an.
Fig. 46. *Oleandra articulata.* Wie Fig. 45. Junges Stadium.
Fig. 47. *Davallia bullata.* Trennungsmeristem zwischen Wedel und Rhizom. Vergr. 360.
Fig. 48. *Davallia bullata.* Eine aus einer Zelle entstandene Meristemreihe wie Fig. 47 mit eingelagerten metakutisierenden Suberinlamellen. Vergr. 530.
Fig. 49. *Oleandra articulata.* Lagerung der Trennungsschicht zwischen Wedel und Rhizom. Junges Stadium.
Fig. 50. *Niphobolus Lingua.* Wie Fig. 49. Älteres Stadium.
Fig. 51. *Woodsia ilvensis.* Wie Fig. 49. Junges Stadium.
Fig. 52. *Niphobolus Lingua.* Stützbündel des Rhizoms. Vergr. 230. Eau de Javelle.
Fig. 53. *Botrychium lanuginosum.* Collenchymatische Hypodermis im Rhizom. Vergr. 200
Fig. 54. *Ophioglossum palmatum.* Collenchymatische Hypodermis mit Interzellularen im Rhizom. Vergr. 240.
Fig. 55—58. Genauere Wiedergabe der Figuren 27—30 der Tafeln II u. III.

Literatur.

Allihn, F., Über den Verzuckerungsprozeß bei der Einwirkung von verdünnter Schwefelsäure auf Stärkemehl bei höheren Temperaturen. Journ. f. prakt. Chem. Neue Folge. Bd. 22. S. 46 97.

de Bary, A., Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane. Leipzig 1877.

Benze, Über die Anatomie der Blattorgane einiger Polypodiaceen. Berlin 1887. Dissertation.

Bitter, G., *Marattiaceae* und *Ophioglossaceae* im Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. I. 4. Leipzig 1902.

Boodle, L. A., On some Points in the Anatomy of the *Ophioglosseae.* Annals of Botany. London 1899 Vol. XIII. p. 377.

— Stem-Structure in *Schizaeaceae, Gleicheniaceae*, and *Hymenophyllaceae.* Ann. of Botany. London 1899. Vol. XIII. p. 624.

— Comparative Anatomy of the *Hymenophyllaceae, Schizaeaceae* and *Gleicheniaceae.*
I. On the Anatomy of the *Hymenophyllaceae.* Ann. of Botany. London 1900. Vol. XIV. p. 455.
II. On the Anatomy of the *Schizaeceae.* Ann. of Botany. London 1901. Vol. XV. p. 359.
III. On the Anatomy of the *Gleicheniaceae.* Ann. of Botany. London 1901. Vol. XV. p. 703.
IV. Further observations on *Schizaea.* Ann. of Botany. London 1903. Vol. XVII. p. 511.

Brebner, G., On the Anatomy of *Danaea* and other *Marattiaceae.* Ann. of Botany. London 1901. Vol. XV. p. 777.

— On the Anatomy of *Danaea* and other *Marattiaceae.* Ann. of Botany. London 1902. Vol. XVI. p. 517.

Britton, E. G., and Taylor, A., Life history of *Schizaea pusilla.* Bulletin of the Torrey Botanical Club, New York. 1901. XXVIII. p. 1—19.

Campbell, The Structure and Development of Mosses and Ferns. New York. I. Aufl. 1895, II. Aufl. 1905.

Caspary, R., Bemerkungen über die Schutzscheide und die Bildung des Stammes und der Wurzel. Jahrb. f. wiss. Bot. 1865—66. IV. Bd. S. 101.

Chandler, S. E., On the Arrangement of the Vascular Strands in the „Seedlings" of certain Leptosporangiate Ferns. Ann. of Bot. 1905. Vol. XIX. p. 365.

Christ, H., Die Farnkräuter der Erde. Jena 1897.

Christ, H., und Giesenhagen, K., Pteridographische Notizen. Flora 1899. S. 72.

Costerus, J. C., Sur la nature des lenticelles et leur distribution dans le règne végétal. Archives Neérlandaises 1875. Tome X.

Czapek, Fr., Über die Leitungswege der organischen Baustoffe im Pflanzenkörper Sitzb. d. k. Ak. der Wiss. in Wien, math.-naturw. Kl. Bd. CVI, Abt. I. 1897.

— Zur Chemie der Zellmembranen bei den Laub- und Lebermoosen. Flora 1899.

— Biochemie der Pflanzen. Jena 1905.

Deveaux, H., La lignification des parois cellulaires dans les tissus blessés. Actes Soc. Linn. Bordeaux. Série 6. Tome VIII. 1903.

Diels, L., *Cyatheaceae*, *Polypodiaceae*, *Parkeriaceae*, *Matoniaceae*, *Gleicheniaceae*, *Schizaeaceae*, *Osmundaceae* in Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien 1902, I. 4. Leipzig.

Dunzinger, Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Anatomie der Genera *Hemiontis*, *Gymnogramme* und *Jamesonia*. Dissertation, Erlangen. München 1901.

Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig 1902, I. 4.

Fabricius, M., Beiträge zur Laubblattanatomie einiger Pflanzen der Seychellen mit Berücksichtigung des Klimas und des Standortes. Beihefte zum Botan Zentralbl. XII. S. 304.

Farmer, J. B., and Freeman, W. G., On the Structure and Affinities *Helminthostachys Zeylanica*. Ann. of Botany. 1899. Vol. XIII. p. 421.

Farmer, J. B., and Hill, T. G., On the Arrangement and Structure of the Vascular Strands in *Angiopteris erecta*, and some other *Marattiaceae*. Ann. of Botany. 1902. Vol. XVI. p. 371.

Göbeler, E., Die Schutzvorrichtungen am Stammscheitel der Farne. Flora 1886. Bd. 69. S. 451.

Giesenhagen, C., Die Hymenophyllaceen. Flora 1890. S. 411.

Giltay, E., Über eine eigentümliche Form des Steroms bei gewissen Farnen. Bot. Ztg. 1882. S. 694.

Goebel, K., Grundzüge der Systematik. Leipzig 1882.

— Organographie der Pflanzen. Jena 1898.

Gwynne-Vaughan, D. F, Observations on the Anatomy of Solenostelic Ferns. I. Loxsoma. Ann. of Botany. London 1901. Vol. XV. p. 71.

— On an unexplained Point in the Anatomy of *Helminthostachys Zeylanica*. Ann. of Botany. London 1902. Vol. XVI. p. 170.

— Observations on the Anatomy of Solenostelic Ferns. Part II. Ann. of Bot. London 1903. Vol. XVII p. 689.

Haberlandt, G., Über kollaterale Gefäßbündel im Laube der Farne. Ber. der math.-naturw. Klasse der kais. Akad. Wien. Bd. 84. Abt. 1. 1881.

— Anatomisch-physiologische Untersuchungen über das tropische Laubblatt. II. Über wassersecernierende und -absorbierende Organe. Sitzb. der math.-naturw. Klasse der kais. Akad. Wien. Bd. 104. Abt. I. 1895.

— Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig 1904.

Hannig, E., Über die Staubgrübchen an den Stämmen und Blattstielen der Cyatheaceen und Marattiaceen. Bot. Ztg. 1898. S. 9.

Hanstein, B., Über Eiweißsynthese in grünen Phanerogamen. Jahrb. f. wiss. Botanik 1899. S. 417.

Harting, P., und de Vries, W. H., Monographie des Marattiacées suive de Recherches sur l'anatomie, l'organographie et l'histiogénie du genre *Angiopteris*. Leyde et Dusseldorf 1853.

v. Höhnel, Fr., Über den Kork und verkorkte Gewebe überhaupt. Sitzb. der math.-naturw. Klasse der kais. Akad. Wien. 1877. Bd. 76. Abt. I. S. 507.

Holle, H. G., Über Bau und Entwicklung der Vegetationsorgane der Ophioglosseen. Bot. Ztg. 1875. S. 248.

— Über die Vegetationsorgane der Marattiaceen. Bot. Ztg. 1876. S. 215.

Jost, L., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Jena 1904.

Karsten, G., Morphologische und biologische Untersuchungen über einige Epiphytenformen der Molukken. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg 1894. XII. 2. S. 117.

Keller, R., Über Erscheinungen des normalen Haarverlustes an Vegetationsorganen der Gefäßpflanzen. Nova Acta d. K. Leop.-Carol. Dtsch. Akad. d. Naturf. Halle 1890. Bd. LV. S. 307.

Klein, L., Bau und Verzweigung einiger dorsiventral gebauter Polypodiaceen. Nova Acta d. K. Leop.-Carol. Akad. d. Naturf. 1881. Bd. XLII, No. 7. S. 335.

Knös, R., Anatomische Untersuchungen über die Blattspreite der einheimischen Farne. Dissertation. Erlangen 1902.

Knoch, Eduard, Untersuchungen über die Morphologie, Biologie und Physiologie der Blüte von *Victoria regia*. Bibliotheca botanica. Heft 47. Stuttgart 1899.

Kügler, K., Über das Suberin. Dissertation. Straßburg 1884.

Kühn, J., Untersuchungen über die Anatomie der Marattiaceen und anderer Gefäßkryptogamen. Flora 1889. S. 457.

— Über den anatomischen Bau von *Danaea*. Flora 1890. S. 147.

Kroemer, K., Wurzelhaut, Hypodermis und Endodermis der Angiospermenwurzeln. Bibliotheca botanica. Heft 59. Stuttgart 1903.
Leclerc du Sablon, Recherches anatomiques sur la formation de la tige des Fougères. Ann. d. scienc. nat. bot. 7 série. Tome 11.
v. Lippmann, E., Die Chemie der Zuckerarten. Braunschweig 1895.
Linsbauer, K., Zur Verbreitung des Lignins bei Gefäßkryptogamen. Österr. botan. Zeitschr. 1899. Bd. 49. S. 317.
Luerssen, Chr., Über zentrifugales lokales Dickenwachstum innerer Parenchymzellen der Marattiaceen. Bot. Ztg. 1873. S. 641.
— Über Interzellularverdickungen im parenchymatischen Grundgewebe der Farne. Sitzber. der Naturf. Ges. Leipzig 1875. S. 76.
— Die Farnpflanzen in Rabenhorsts Kryptogamen-Flora. Bd. III. Leipzig 1884—89.
Mettenius, G., Filices horti Lipsiensis. Leipzig 1856.
— Über die Hymenophyllaceen. Abh. d. Kgl. Sächs. Akad. d. Wiss. VII. Leipzig 1864. S. 403.
Mager, H., Beiträge zur Anatomie der physiologischen Scheiden der Pteridophyten. Bibliotheca botanica. Stuttgart 1907.
Meyer, A., Über *Aconitum Napellus L.* und seine wichtigsten nächsten Verwandten. Archiv der Pharmacie. 1881. III. Bd. 19. S. 171 u. 241.
— Über *Veratrum album L.* und *Veratrum nigrum L.* Archiv der Pharmacie. 1882. Bd. 20. S. 81.
— Über Krystalloide der Trophoplasten und über die Chromoplasten der Angiospermen. Bot. Ztg. 1883. S. 489.
— Das Chlorophyllkorn. Leipzig 1883.
— Mikrochemische Reaktion zum Nachweis der reduzierenden Zuckerarten. D. Bot. Ges. 1885. Bd. III. S. 332.
— Über die Assimilationsprodukte der Laubblätter angiospermer Pflanzen. Bot. Ztg. 1885. S. 417.
— Erstes mikroskopisches Praktikum. II. Aufl. Jena 1907.
Milde, J., Über Botrychien, deren Einteilung und Unterscheidung. Bot. Ztg. 1864. S. 101.
— Filices europae et atlantidis Asiae minoris et Sibiriae. Leipzig 1867.
— Index *Botrychiorum*. Verhandl. Zool. botan. Ges. Wien 1868. S. 507.
— Monographia generis *Osmundae*. 1868.
— Die höheren Sporenpflanzen Deutschlands und der Schweiz. Leipzig 1865.
— *Botrychiorum Monographia*. Verhandl. d. k. k. zool. bot. Ges. Wien 1869. S. 55.
— Das Genus *Athyrium*. Bot. Ztg. 1866. S. 373.
— Über *Athyrium*, *Asplenium* und Verwandte. Bot. Ztg. 1870. S. 329.
v. Mohl, H., Über den Bau des Stammes der Baumfarne. (Vermischte Schriften.) 1845.
— Über das Eindringen der Cutikula in die Spaltöffnungen. Bot. Ztg. 1845. S. 1.
— Über die anatomischen Veränderungen des Blattgelenkes, welches das Abfallen der Blätter herbeiführen. Bot. Ztg. 1860.
— Über den Vernarbungsprozeß bei der Pflanze. Bot. Ztg. 1849. S. 641.
Müller, C., Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1890. S. 150.
Müller, H., Über die Metakutisierung der Wurzelspitze und über die verkorkten Scheiden in den Achsen der Monokotyledonen. Bot. Ztg. 1906. S. 53.
Müller, O. L., Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte und Verbreitung der Lenticellen. Leipzig. Dissertation. 1877.
Olivier, L., Recherches sur l'appareil tégumentaire des racines. Ann. des sciences nat. bot. 6 série. Tome 11. 1880.
Ott, E., Anatomischer Bau der Hymenophyllaceenrhizome und dessen Verwertung zur Unterscheidung der Gattung *Trichomanes* und *Hymenophyllum*. Sitzb. der math.-naturw. Klasse d. kais. Akad. Wien. Bd. 111. I. 1902.
Potonié, H., Anatomie der Lenticellen der Marattiaceen. Jahrbuch des Kgl. botan. Gart. u. b. Museums zu Berlin. 1881. Bd. I. S. 307.
— Referat über die Anatomie der Lenticellen der Marattiaceen. Verhandl. d. bot. Ver. d. Prov. Brandenburg. 23 Jahrg. Berlin 1882.
— Über die Zusammensetzung der Leitbündel bei den Gefäßkryptogamen. Jahrb. d. kgl. bot. Gart. u. bot. Museums zu Berlin. 1883. Bd. II. S. 233.
— Die Beziehungen zwischen dem Spaltöffnungssystem und dem Stereom bei den Blattstielen der Filicinen. Jahrb. d. bot. Gart. zu Berlin. 1881. Bd. I. S. 311.

Potonié, H., Die Beziehung zwischen dem Spaltöffnungssystem und dem Skelettgewebe bei den Wedelstielen der Farnkräuter. Naturw. Wochenschr. 1891. Bd. VI. S. 441.
Poirault, Gg., Sur quelques points de l'anatomie des organes végétatifs des Ophioglossées. Compt. rendus des séance de l'Acad. des sciences de Paris. 1891. Tome 112. p. 968.
— Sur *l'Ophioglossum vulgatum L.* Journal de Bot. Bd. VI. 1892.
— Sur la structure du pétiole des Osmundacées. Journ. de Bot. V. 1891.
— Sur la structure des Gleichéniacées. Comptes rendus des séanc. de l'Ac. des scienc. de Paris. 1892. Bd. 115. p. 1100—1103.
- Recherches anatomiques sur les cryptogames vasculaires. Ann. des sciences nat. bot. 7 série. 1893. Tome 18. p. 113.
Prantl, K., Untersuchungen zur Morphologie der Gefäßkryptogamen. I. II. Leipzig 1875 u. 1881.
— Vorläufige Mitteilung über die Morphologie, Anatomie und Systematik der Schizaeaceen. Englers Jahrbücher. 1882. Bd. II. S. 297.
— *Helminthostachys Zeylanica* und ihre Beziehungen zu *Ophioglossum* und *Botrychium*. Ber. d. D. bot Ges. 1883. S. 159.
Prager, A., Die gewichtsanalytische Bestimmung reduzierten Zuckers mittels Fehlingscher Lösung. Zeitschr. f. angew. Chemie. 1894. S. 520—521.
Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie. Leipzig 1904.
Raciborski, M., Sur la reproduction par bourgeonnement d'une Marattiacée. *Angiopteris evecta.* Extr. Bull. Acad. scienc. Cracovie. 1902. S. 48—51.
Richter, O., Die Fortschritte der botanischen Mikrochemie seit Zimmermanns „Botanischer Mikrotechnik". Zeitschr. f. wiss. Mikrochemie. 1905. Bd. 20. S. 194.
Roeper, Joh., Zur Systematik und Naturgeschichte der *Ophioglosseae.* Bot. Ztg. 1859. S. 1.
Rumpf, G., Rhizodermis, Hypodermis und Endodermis der Farnwurzel. Bibliotheca botanica. 1904. Heft 62.
Russow, E., Vergleichende Untersuchungen der Leitbündelkryptogamen. Mémoir. de l'acad. imp. des sciences de St. Pétersbourg. Tome XIX. 1873.
Sachs, J., Ein Beitrag zur Kenntnis der Ernährungstätigkeit der Blätter. Arbeiten d. bot. Inst. Würzburg. Bd. III. S. 1.
Sadebeck, R., Pteridophyta, Einleitung und die Hymenophyllaceen in Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig 1902.
Schenk, H., Über die Auskleidung der Interzellulargänge. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1885. Bd. III. S. 217.
— Über die Stäbchen in den Parenchyminterzellularen der Marattiaceen. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. Bd. IV. 1886. S. 86.
— Handbuch der Botanik. Bd. III. Breslau 1887.
Schimper, A. F. W., Über Bildung und Wanderung der Kohlehydrate in den Laubblättern. Bot. Ztg. 1885. S. 737.
Schlössing, Compt. rend. Tome 78. p. 700.
Schmidt, E., Ausführliches Lehrbuch der Pharmaceutischen Chemie. IV. Aufl. Braunschweig 1901.
Schwendener, S., Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monokotyledonen mit vergleichendem Ausblick auf die übrigen Pflanzenklassen. Leipzig 1874.
— Die Schutzscheiden und ihre Verstärkungen. Abhdl. d. Berl. Ak. d. Wiss. 1882. S. 1.
— Gesammelte botanische Mitteilungen. Bd. II. 1898.
Seward, A. C. and Dale, E., On the structure and affinities of Dipteris, with notes on the geological history of the *Dipteridineae.* Phil. Transact. R. Soc. London, Ser. B. 1901. Vol. 194. p. 487.
Spanjer, O., Untersuchungen über die Wasserapparate der Gefäßpflanzen. Bot. Ztg. 1898. Bd. 56. S. 35.
Sperlich, Adolf, Ergänzungen zur Morphologie und Anatomie der Ausläufer von *Nephrolepis.* Flora 1906. Bd. 96. S. 451.
Staby, L., Über den Verschluß der Blattnarben nach Abfallen der Blätter. Flora 1886. S. 113. Dissertation. Berlin 1885.
Straßburger, E., Das botanische Practicum. Jena. 1.—4. Aufl. 1884, 1887, 1897, 1902.
— Noll, Schenk, Schimper, Lehrbuch der Botanik. 5. Aufl. 1902.
— Über den Bau und Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Jena 1891.
Tansley, A. G., and Lulham, Miß R. B., On a new Type of Fernstele, and itspropable phylogenetic Relations. Ann. of Bot. 1902. Bd. XVI. S. 157.
— and Chick, Miß E., On the Structure of *Schizaea malaccana.* Ann. of Bot. 1903. Bd. XVII. S. 493.
— and Lulham, Miß R. B. J., AnStudy of the Vascular System of Matonia pectinata. Ann. of Bot. 1905. Bd. XIX. S. 475.

Terletzki, P., Anatomie der Vegetationsorgane von *Struthiopteris germanica* und *Pteris aquilina*. Pringsheim 1884. Jahrb. Tome 15. S. 452.
Thomae, Die Blattstiele der Farne. Pringsh. Jahrb. Bd. 17. S. 99.
van Tieghem, Ph., Recherches sur la symétrie de structure des plantes vasculaires. La racine. Annal. des sciences natur. 5 série. Tome XIII. 1870.
— Sur quelques points de l'anatomie des Cryptogames vasculaires. Bull. de la Soc. Bot. de France. 1883. Tome XXX. p. 169.
— Sur le dédoublement de l'endoderme chez les Cryptogames vasculaires. Journal de botaniques. Nov. 1888. Tome II. p. 404.
— Pericycle et périderme 1890.
— Remarques sur la structure de la tige des Ophioglossées. Journal de Botanique. 1890. Tome IV. p. 405.
— Traité de Botanique. II. Aufl. Paris 1891.
— et Douliot, Recherches comperatives sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires. Annal. des scienc. natur. 7 série. Tome 8. 1888.
Tison, Méthode nouvelle de coloration des tissus subéreux. Comptes rendus de l'Assoc. franç., pour l'avance des Sciences; Congrés de Boulogne-sur-mer. 1899. S. 454.
Tollens, B., Kurzes Handbuch der Kohlehydrate. Breslau 1895.
Tschirch, A., Angewandte Pflanzenanatomie. 1889.
Walter, G., Über die braunwandigen, sklerotischen Gewebeelemente der Farne etc. Bibliotheca botanica. Heft 18. 1890.
Wein, E., Tabellen zur quantitativen Bestimmung der Zuckerarten. Stuttgart 1888.
van Wisselingh, C., La gaîne du cylindre central dans la racine des Phanérogames. Extraits des Archives Néerlandaises. Tome XX. 1885.
— De Kernscheede bij de Wortels der Phanerogamen. Overgedruckt uit de Verslagen en Mededeelingen der Kon. Ak. van Wetenschapen Afdeeling Naturkunde 3de Reeks Deel I. Amsterdam 1884.
Zaleski, W., Zur Kenntnis der Eiweißbildung in den Pflanzen. Ber. d. bot. Ges. 1897. S. 536.
— Beiträge zur Kenntnis der Eiweißbildung in den Pflanzen. Ber. d. bot. Ges. 1901. S. 331.
Zimmermann, A., Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle in Schenk, Handbuch der Botanik. 1887. Bd. III. 2. S. 497.

Inhalt.

Seite

I. Einleitung 1
II. Die Endodermis 2
A. Einleitende Bemerkungen 2
B. Spezielles über die Endodermis 4
1. Bau der Endodermzellen und Differenzierung der Endodermis 4
a. Allgemeines 4
b. Differenzierung 5
c. Die Primärendodermzelle 6
d. Auftreten der Zwischenlamelle in der Endodermzelle 7
e. Die Sekundärendodermzelle 9
2. Vorkommen der Endodermis in den einzelnen Familien der Filicinen 9
a. Die Familien, die es nur zur Ausbildung einer Primärendodermis gebracht haben . . 9
α. Die eusporangiaten Filicinen 9
β. Die leptosporangiaten Filicinen 12
b. Die Familien, die es zur Ausbildung einer Sekundärendodermis gebracht haben . . . 12
α. Rhizom 12
β. Wedel 13
3. Die innere Endodermis 14
a. Die Ausbildung einer inneren Endodermis durch Umgestaltung eines C-förmigen zu einem röhrenförmigen Leitbündel 15
b. Die Ausbildung einer inneren Endodermis durch Verschmelzung mehrerer Leitbündel zu einem röhrenförmigen Leitbündel 16

Seite

c. Die Ausbildung einer inneren Endodermis durch die bei dem Eintritt eines Wedelleitbündel in ein Rhizomleitbündel entstehenden Einsenkungen des peripheren Parenchymgewebes in die Rhizom- oder Wedelleitbündel 16
C. Biologisches 18
1. Das Rhizom 19
a. Das Rhizom als Speicherorgan 19
b. Das Rhizom als Verbreitungsorgan 19
2. Der Wedel 19
D. Physiologisches 21
1. Allgemeines 21
2. Verdunklungsversuche der Wedel am Rhizome 22
3. Verdunklungsversuche mit abgeschnittenen Wedeln 23
4. Quantitative Bestimmung des Verlustes an Kohlehydraten in verdunkelten Wedeln . . . 24
III. Ersatz des Korkes bei den Filicinen 28
A. Die bisher bekannten Tatsachen 28
1. Literatur über Korkbildung usw. an Wurzel, Stamm und Wedel 29
2. Literatur über Korkbildung an den Lentizellen 30
B. Kurze Zusammenfassung der Resultate der eigenen Untersuchungen 30
C. Eigene Untersuchungen 31
1. Kutikula und Kutinisierung der Epidermis 31
2. Sekundäre physiologische Abschlüsse nach Verlust der Kutikula 32
a. Metadermisierung 32
b. Ersatz der Kutikula durch ein Metadermagen 34
c. Ersatz der Kutikula durch ein metakutisiertes Metadermagen 36
d. Die Metakutis im allgemeinen 36
Vorkommen im allgemeinen (S. 36), kurze Definition der vorkommenden Formen der Metakutisierungen (S. 37), Reaktionen der dicken Suberinauflagerungen bei *Polypodium pustulatum* (S. 37), — der dünnen Suberinauflagerungen bei *Davallia bullata* (S. 40), chemisches Verhalten der Suberinauflagerungen im allgemeinen (S. 41), Vorkommen (S. 43), Mächtigkeit der Metakutis (S. 43).
e. Abschlußmetakuten 43
D. Die Trennungsschichten zwischen Rhizom und Wedel und ihre Metakutisierungen bei den Farnen 44
1. Allgemeines 44
2. Arten der Trennungsschichten und des Blattfalls 45
a. Der Blattwurf ohne deutlich vorgebildetes Trennungsgewebe 45
b. Der Blattwurf durch ein schon in der Jugend vorhandenes Trennungsgewebe 45
c. Der Blattwurf durch ein kurz vor dem Blattwurf entstehendes Trennungsmeristem . 46
3. Vernarbung und Metakutisierung der Wedelstielbasen 47
E. Die Lentizellen und die interzellulare Kutikula 47
1. Metakutisierung der Lentizellen und Auftreten einer interzellularen Kutikula in den Lentizellen der Marattiaceen und Cyatheaceen 47
2. Die interzellulare Kutikula in den übrigen Familien der Filicinen 49
IV. Die mechanischen Gewebe der Farnachsen und Farnwedel und ihre Verholzung 50
A. Die Infiltration der mechanischen Gewebe 50
B. Die mechanischen Gewebe 51
1. Die typischen Eckenkollenchym-Hypodermen 51
2. Die mechanisch aussteifenden hypodermalen Schichten 51
3. Die Stützbündel 52
4. Die mechanischen Leitbündelscheiden 53
C. Das Vorkommen der verholzten und unverholzten mechanisch aussteifenden hypodermalen Schichten und mechanischen Leitbündelscheiden in Rhizom und Wedel und ihr Verhältnis zueinander 54
V. Literaturverzeichnis 58
Erklärung der Figuren 56

Lebenslauf.

Am 14. Dezember 1877 wurde ich, Karl Heinrich Johannes Paul Bäsecke, braunschweigischer Staatsangehörigkeit, evangelisch-lutherischen Bekenntnisses, als Sohn des Apothekers Dr. phil. Herman Bäsecke und seiner Frau Henriette, geb. Fromme, zu Braunschweig geboren. Ich besuchte von Oktober 1883 bis Oktober 1887 die städtische mittlere Bürgerschule und von Oktober 1887 an das Herzogliche neue Gymnasium meiner Vaterstadt, das ich mit der Berechtigung zum Einjährig-Freiwilligen-Dienst Ostern 1896 verließ, um mich dem Apothekerberufe zu widmen. Nachdem ich nach dreijähriger Lehrzeit in der Hofapotheke zu Meiningen die Apothekergehilfen-Prüfung bestanden hatte und alsdann in Bad Harzburg, Braunschweig und Bingerbrück drei Jahre praktisch tätig gewesen war, wurde ich am 10. Mai 1902 an der Universität Marburg für das Studium der Pharmazie immatrikuliert. Das pharmazeutische Staatsexamen absolvierte ich daselbst am 5. November 1903. Wiederum an der Universität Marburg immatrikuliert, beschäftigte ich mich zunächst ein Semester mit der Untersuchung von Nahrungsmitteln, um dann von Ostern 1904 bis Herbst 1906 im botanischen Institute vorliegende Arbeit auszuführen. Das Examen rigorosum bestand ich am 12. Juni 1907. Seit dem 1. Juni 1907 bin ich in der väterlichen Apotheke in Braunschweig tätig.

Während meiner Studienzeit besuchte ich die Vorlesungen der Herren Dozenten: Bock, Cohen, Elster, Feußner, Köppe, Kohl, Arthur Meyer, Natorp, Richarz, Schaum, Schmidt, Troeltsch, Vogt.

Altenburg, S.-A.
Pierersche Hofbuchdruckerei
Stephan Geibel & Co.